n° 308

# THESE

présentée

à L'UNIVERSITE de PARIS - SUD

FACULTE DES SCIENCES d'ORSAY

Pour obtenir le grade de DOCTEUR - INGENIEUR

spécialité: AMELIORATION DES PLANTES

option: PHYSIOLOGIE VEGETALE

par

MOHAMED HARIRI

## APPAREIL PHOTOSYNTHETIQUE D'UNE FOUGERE *PTERIS CRETICA-OUVRARDII* ET SON FONCTIONNEMENT. REPONSES AU CLIMAT LUMINEUX.

soutenue le 19 Novembre 1976

devant le jury compose de:

M. A. MOYSE ) président

M. P. CHARTIER )
) examinateurs
M. R. BOURDU )

# THESE

présentée

à L'UNIVERSITE de PARIS - SUD

FACULTE DES SCIENCES d'ORSAY

Pour obtenir le grade de DOCTEUR-INGENIEUR

spécialité: AMELIORATION DES PLANTES

option: PHYSIOLOGIE VEGETALE

par

MOHAMED HARIRI

## APPAREIL PHOTOSYNTHETIQUE D'UNE FOUGERE *PTERIS CRETICA-OUVRARDII* ET SON FONCTIONNEMENT. REPONSES AU CLIMAT LUMINEUX.

soutenue le 19 Novembre 1976

devant le jury compose de:

M. A. MOYSE ) président

M. P. CHARTIER )
) examinateurs
M. R. BOURDU )

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

# AVANT - PROPOS

Monsieur le Professeur MOYSE m'a toujours accueilli avec bienveillance, je l'en remercie ainsi que de l'honneur qu'il me fait de présider le jury de cette thèse.

Monsieur le Professeur BOURDU, dans le laboratoire de qui j'ai appris les difficultés et les joies que procure un travail de recherche, m'a proposé mon sujet et l'a suivi avec une constante et bienveillante attention. Je tiens à lui exprimer toute ma profonde reconnaissance.

Monsieur CHARTIER, Maître de recherche et Directeur de la Station de Bioclimatologie à l'I.N.R.A., a bien voulu consacrer du temps à l'examen de mon travail et apporter ainsi le point de vue d'un spécialiste des échanges gazeux photosynthétiques. Je l'en remercie profondément.

C'est surtout à Monsieur PRIOUL, Chargé de recherche au C.N.R.S., que je voudrais exprimer ma profonde reconnaissance. Je ne saurai jamais assez le remercier de son aide précieuse dans l'élaboration de ce travail, de ses judicieux conseils, des nombreuses discussions que nous avons eues et de son soutien amical et constant.

Madame BRANGEON, Chargée de recherche au C.N.R.S., m'a initié aux techniques de microscopie électronique. Son ouverture d'esprit vis-à-vis de nombreux problèmes, sa bienveillance et l'animation scientifique qu'elle sait faire règner autour d'elle expliquent pourquoi je lui demande d'accepter l'expression de ma profonde reconnaissance et tous mes remerciements pour l'intérêt qu'elle a porté à mes recherches et pour le temps qu'elle m'a consacré.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548118_0028

Je remercie également Monsieur HALPERN, Ingénieur de recherche au C.N.R.S., pour la patience dont il a fait preuve en m'enseignant le délicat maniement du microscope électronique. Qu'il reçoive ici tous mes remerciements.

Je voudrais exprimer ma reconnaissance à Monsieur ROCHER, Maître-assistant, pour l'aide et les conseils précieux qu'il m'a prodigués.

Mes sincères remerciements s'adressent aussi à Mesdames GILLION, KRIVITZKY et REYSS pour l'amitié qu'elles m'ont témoignée et la sympathie avec laquelle elles m'ont souvent aidé, et à Monsieur FROGER pour la qualité de son exécution photographique.

Enfin tous les membres du laboratoire ont toujours manifesté à mon égard beaucoup de gentillesse, qu'ils en soient remerciés et qu'ils sachent combien j'ai apprécié l'ambiance agréable du laboratoire.

PLAN

INTRODUCTION . . . . . 1

METHODES ET TECHNIQUES . . . . . 5

A) Choix et description du matériel . . . . . 5

B) Conditions de culture et échantillonnage . . . . 6

C) Caractéristiques générales des feuilles, masse de substance sèche ou fraîche, surface, épaisseur du limbe . . . . . 8

D) Extraction rapide et analyse globale des pigments foliaires . . . . . 10

E) Echanges gazeux photosynthétiques . . . . . 11

1) circuit de mesure . . . . . 11

2) chambre d'assimilation . . . . . 13

3) grandeurs à mesurer . . . . . 14

a) assimilation nette et transpiration . . . .

b) calcul des résistances b-1) résistance à la transpiration . 15

b-2) résistance au transfert de $CO_2$ 16

b-3) calcul des résistances 17

F) Paramètres structuraux et infrastructuraux . . . . 18

1) épiderme et stomates . . . . . 18

2) technique de fixation pour la microscopie électronique . . . . . 19

3) technique de fixation pour la microscopie photonique . . . . . 20

RESULTATS . . . . . 22

I - Description de l'appareil photosynthétique et analyse de la photosynthèse de la fougère *(Pteris cretica ouvrardii)* . . . . . 22

A) Croissance, développement et composition . . . . 22

1) évolution des paramètres foliaires . . . . . 22

2) composition . . . . . 23

B) Structure et infrastructure . . . . . 26

1) observation en microscopie photonique . . . . 26

2) observation en microscopie électronique . . . 27

C) Etude de l'activité photosynthétique . . . . . 30

1) évolution en fonction de l'âge des feuilles 30

2) paramètres photosynthétiques des feuilles adultes . . . . . 30

3) analyse de l'inhibition de la photosynthèse en éclairement saturant . . . . . 34

II - Analyse des variations en fonction des conditions de culture . . . . . 39

A) Expérience en enceintes conditionnées . . . . . 39

1) croissance, développement et composition . 39

a) surface foliaire . . . . . 39

b) production de matière sèche . . . . . 39

c) composition pigmentaire . . . . . 40

2) structures et infrastructures . . . . . 42

a) conditions de faible éclairement (16 $W.m^{-2}$) 42

a-1) structure . . . . . 42

a-2) infrastructure . . . . . 42

b) conditions de fort éclairement (62 $W.m^{-2}$) 44

b-1) structure . . . . . 44

b-2) infrastructure . . . . . 45

3) photosynthèse . . . . . 45

B) Expériences en serres . . . . . 51

1) croissance, développement et composition . . 51

2) structures et infrastructures . . . . . 56

3) photosynthèse . . . . . 57

a) conditions hivernales . . . . . 57

b) conditions printanières, changement d'éclairement . . . . . 57

c) cas particulier des plantes dites "défoliées" . . . . . 57

DISCUSSION ET CONCLUSION . . . . . 65

BIBLIOGRAPHIE . . . . . 72

# ABREVIATIONS UTILISEES

- Structures et infrastructures :

a : amidon

ch : chloroplaste

d : dictyosome

ei : épiderme inférieur

es : épiderme supérieur

g : granum

go : globule osmiophile

ig : lamelle intergranaire

la : lacune

m : mitochondrie

ms : mésophylle

N : noyau

p : peroxysome

Pp : proplaste

t : tonoplaste

V : vacuole

re : reticulum endoplasmique

s : stroma

st : stomate

- Photosynthèse et échanges gazeux

$\alpha$ : pente à l'origine des courbes photosynthèse-éclairement

c : concentration en $CO_2$ dans l'air extérieur

$c_1$ : concentration en $CO_2$ au niveau des sites de carboxylation

$P_N$ : photosynthèse nette

$R_L$ : respiration à la lumière

T : transpiration

$r_a$ ($CO_2$) : résistance à la diffusion de $CO_2$ dans la couche limite air-feuille.

$r_a$ ($H_2O$) : résistance à la diffusion de vapeur d'eau dans la couche limite air-feuille.

$r_m$ : résistance à la diffusion de $CO_2$ dans le mésophylle entre méats et sites de carboxylation

$r_s$ ($CO_2$) : résistance à la diffusion de $CO_2$ au travers des stomates et dans les espaces intercellulaires

$r_s$ ($H_2O$) : résistance à la diffusion de vapeur d'eau depuis les sites d'évaporation intercellulaire jusqu'à la sortie des stomates

$r_x$ : résistance dite de carboxylation.

# INTRODUCTION

Les Cryptogames ont été peu étudiées du point de vue photosynthétique : on trouve quelques études chez les *Hepatiques* (WEIS 1903), les *Mousses*, les *Selaginelles*. Parmi les Fougères, seul le *Polypode* (WEIS 1903) et certaines formes arborescentes tropicales (FRIEND 1975) ont fait l'objet de travaux.

Du point de vue habitat, ces Cryptogames sont des plantes d'ombre. Dès 1903, WEIS, en faisant une étude comparative du *Polypodium*, du *Marchantia* et de l'*Oenothera*, observait qu'en lumière faible le *Polypode* avait une assimilation de $CO_2$ plus forte et qu'au contraire, en lumière forte, l'*Oenothera* fixait de deux à trois fois plus de $CO_2$. Le *Marchantia polymorpha* avait une capacité de fixation intermédiaire. Par ailleurs, les travaux ultérieurs ont permis une meilleure connaissance des courbes photosynthèse nette-éclairement, en précisant les différences en termes de variation de plateau de saturation ou de pente à l'origine des courbes (cf. revue de RABINOWITCH 1951). Plus récemment, grâce à des modèles analogiques, une analyse fine des principaux paramètres des courbes expérimentales a pu être obtenue (GAASTRA 1959, MONTEITH 1963, CHARTIER 1969). Ces modèles ont permis en particulier de déterminer les barrières à la diffusion du $CO_2$ dans la feuille.

La morphologie, la structure et l'infrastructure des fougères cultivées en conditions normales ont été peu décrites. L'ensemble des études de ce type ont porté sur l'analyse des cycles reproducteurs et sur l'organogénèse au niveau des gamétophytes (TOURTE 1975). On observe en général chez ces plantes des feuilles peu épaisses, de surface importante avec une forte concentration en chlorophylles (COMBES 1946).

Les quelques analyses de l'ultrastructure de chloroplastes sur des plantes ombrophiles (BOARDMAN *et al.* 1972, sur *Alocasia*, JAGELS 1970, sur *Selaginella*) montrent des empilements granaires importants et un grand développement du système intergranaire.

Pour étudier en quoi les caractéristiques structurales et fonctionnelles de ces plantes sont dépendantes des conditions d'habitats il faut les placer hors de leur milieu. Les modifications phénotypiques observées représentent par définition des réponses adaptatives. Par rapport aux plantes supérieures, les quelques faits connus semblent montrer un comportement différent. JAGELS (1970) a montré que des *Selaginelles*, cultivées en lumière saturante pour la photosynthèse, présentent un jaunissement qui prélude à une dégénerescence de l'appareil photosynthétique. Chez les fougères ornementales, les horticulteurs ont également remarqué depuis longtemps des phénomènes de jaunissement de leurs plantes dès que le rayonnement lumineux devient fort (début du printemps). Pour limiter ces réactions défavorables, ils pratiquent un blanchiement des serres qui réduit fortement

la lumière. Ces jaunissements ne sont pas stables dans le temps et ont tendance à s'accentuer quand l'irradiation se prolonge et l'on se trouve à la limite entre réactions adaptatives et agression.

Chez les plantes supérieures les phénomènes d'adaptation au facteur lumière ont bien été étudiés et se caractérisent par des modifications de morphologie, de structure et d'infrastructure, de comportement fonctionnel.

L'adaptation à l'ombrage se caractérise généralement par une augmentation de la surface foliaire, de la teneur en chlorophylle et une diminution d'épaisseur du limbe (LEMEE 1947 ; MOUSSEAU et BOURDU 1969).

Les modalités sont différentes d'une espèce à l'autre et des comportements différents et même opposés peuvent s'observer (PRIOUL 1971).

Du point de vue ultrastructural, la baisse d'éclairement s'accompagne d'une augmentation des empilements granaires (JAGELS 1970, BALLANTINE et FORDE 1970, PRIOUL 1973, SKENE 1974). Les capacités d'adaptation fonctionnelle de l'appareil photosynthétique sont très variables d'une espèce à l'autre (COMBES 1946, MONSI et SAEKI 1953, WASSINK *et al.* 1956, BOURDEAU et LAVERICK 1958...).

Récemment, BOURDU et PRIOUL (1974) ont décrit une méthode permettant de classer tous les types d'adaptation à la lumière. Trois critères paraissent essentiels pour décrire les modifications des courbes photosynthèse-éclairement : la pente

à l'origine des courbes, le plateau de saturation et la photosynthèse sous l'éclairement de croissance. L'écart entre la photosynthèse maximale et la photosynthèse sous les conditions normales de croissance représente pour la plante la possibilité de répondre immédiatement à un éclairement supérieur à celui rencontré habituellement. Cette capacité dénommée "ajustement" (PRIOUL et BOURDU 1973) représente un caractère important de l'adaptabilité.

Cette analyse permet de démontrer des comportements adaptatifs très différents. A côté des plantes aux larges possibilités adaptatives (*Teucrium scorodonia*, MOUSSEAU 1971) on en trouve d'autres étroitement spécialisées dans leur milieu (*Solidago*, *Rumex* ... BJÖRKMAN et HOLMGREN 1963, 1966).

Le but de ce travail, dans un premier temps, a été d'approfondir la connaissance de la fougère ornementale *Pteris cretica ouvrardii* du point de vue de la croissance, la photosynthèse d'une part, de la structure et de l'infrastructure d'autre part.

Une deuxième phase a consisté à établir les modifications induites par le climat lumineux sur la croissance des feuilles jeunes cultivées dans des conditions strictement contrôlées (armoires climatisées). Les réponses ont été confrontées à celles obtenues en serre, sous des conditions d'ombrage variables.

Ces modifications adaptatives ont d'autre part été étudiées en fonction de l'âge auquel les feuilles ont été soumises au changement de climat lumineux.

METHODES ET TECHNIQUES.

A) Choix et description du matériel.

Dans un travail préliminaire, nous avons étudié deux variétés de *Pteris (Pteris cretica ouvrardii, Pteris cretica albolineata)* soumises à des conditions hydriques défavorables, plus particulièrement le rôle de l'alimentation en eau et en éléments nutritifs (HARIRI, 1975).

Les résultats obtenus nous ont incité à choisir la variété *Pteris cretica ouvrardii* qui a une vitesse de croissance un peu plus élevée et a paru plus sensible aux conditions extérieures.

Les *Pteris* sont des fougères appartenant à la famille des Polypodiacées.

Le *Pteris cretica ouvrardii* forme de belles touffes de 40 à 50 cm de hauteur avec des frondes très vertes composées de plusieurs lobes étroits et longs (1-2 cm de large, 15 à 20 cm de long) disposés par paires le long du pétiole dressé et très rigide.

C'est une plante vivace avec un rhizome bien développé et sans rameaux aériens. C'est une très bonne plante ornementale exigeant une humidité constante et une température moyenne de 20°C.

Les plantes soumises aux expériences ont deux origines différentes : les premières proviennent des serres du Jardin du Luxembourg, les secondes sont fournies par les Etablissements Horticoles Gauthier.

Ces deux lots de plantes n'avaient pas le même âge, le premier était constitué de très grandes plantes cultivées sur un substrat constitué uniquement de tourbe, tandis que le second lot était formé de petites plantes (8 à 9 feuilles) cultivées sur une terre de bruyère.

Du point de vue génétique, ces lots sont homogènes, car les souches proviennent toutes du même établissement hollandais.

L'existence de ces deux types de plantes a permis de réaliser deux séries d'expériences.

B) Conditions de culture et échantillonnage.

Nous avons mené les cultures sous quatre conditions, les deux premières conditions sont rigoureusement contrôlées et ont été réalisées dans deux chambres climatiques FACIS : cycle lumineux 12 h/24 h, température diurne 20°C, nocturne 18°C et humidité relative 75 %. L'éclairement au niveau des feuilles était de 16 $W.m^{-2}$ (1000 Lux) dans la première chambre et de 62 $W.m^{-2}$ (3875 Lux) pour la seconde. Cette lumière est fournie par des tubes fluorescents "Blanc industrie 33 TL 140".

Les conditions 3 et 4 sont réalisées dans une serre dont la température varie de 18 à 22°C et l'humidité relative de 65à 75 %.

Un des lots de plantes est soumis à l'éclairage naturel tandis que l'autre est placé sous un écran qui réduit la lumière de 75 %. Les expériences ont eu lieu de décembre à mars. L'éclairement dans la serre ne dépassait jamais 40 $W.m^{-2}$ (2500 Lux)

et oscillait souvent entre 20 à 32 $W.m^{-2}$ (1200 à 2000 Lux), ce qui donnait pour le milieu ombragé un éclairage autour de 4,5 à 8 $W.m^{-2}$ (300 à 500 Lux).

Au début des expériences les plus grosses plantes (Luxembourg) ont été rasées au niveau du sol, rempotées en remplaçant la tourbe par la terre de bruyère et placées en nombre égal avec les autres lots dans chacune de nos quatre conditions.

Toutes les plantes ont été arrosées chaque jour avec de l'eau permutée et deux fois par semaine avec une solution nutritive dont la composition est la suivante :

| | |
|---|---|
| $NO_3$ Na | 720 mg/l |
| $NO_3$ K | 250 mg/l |
| $SO_4Mg$, $7H_2O$ | 250 mg/l |
| $PO_4$ $H_2$ K | 250 mg/l |
| EDTA ferrique | 50 mg/l |

Cette composition a été mise au point au cours des expériences préliminaires qui nous ont permis de conclure que cette fougère a surtout besoin d'azote, de potassium et de phosphore ; l'exigence en magnésium paraissant moins forte : par contre, la présence de calcium est défavorable. Le pH de la solution nutritive utilisée a été contrôlé, il est de l'ordre de 5,5. Afin d'obtenir un matériel homogène et pour faciliter les comparaisons nous avons repéré sur les jeunes plantes les feuilles récentes possédant une taille voisine et nous les avons numérotées. Ce tri et ce repérage des jeunes feuilles ont été poursuivis tout au long de

la croissance. Les feuilles qui s'éloignaient du comportement moyen ont été éliminées.

Nous avons effectué également cette opération pour les plantes défoliées, c'est-à-dire que toutes les nouvelles feuilles qui sortaient du sol ont été repérées et numérotées.

Au mois de mars l'éclairement naturel a souvent dépassé 30 $W.m^{-2}$, certains jours des points jusqu'à 250 $W.m^{-2}$ ont été enregistrés (fig. 1) ; à partir de cette période des changements importants sont apparus sur les plantes.

De façon à conserver les plantes voisines de celles obtenues en conditions hivernales un lot a été placé sous les tablettes de la serre où l'éclairement n'atteint jamais plus de 40 $W.m^{-2}$ (2500 Lux). Cet éclairement correspond à celui rencontré dans une serre blanchie par beau temps (mesure effectuée aux Etablissements Gauthier).

Signalons enfin que toutes les études ont porté sur les feuilles numérotées âgées de 70 à 75 jours au moins. Des analyses de la croissance ont montré que ce délai représente le temps nécessaire pour que ces feuilles arrivent à l'état adulte.

C) Caractéristiques générales des feuilles.

Toutes les mesures de la photosynthèse ont été effectuées sur les feuilles en place, sur des pieds de même âge. Pour évaluer les surfaces foliaires, après mesure de la photosynthèse, on a dessiné soigneusement les contours sur du papier transparent. Les empreintes obtenues ont été planimétrées (planimètre OTT

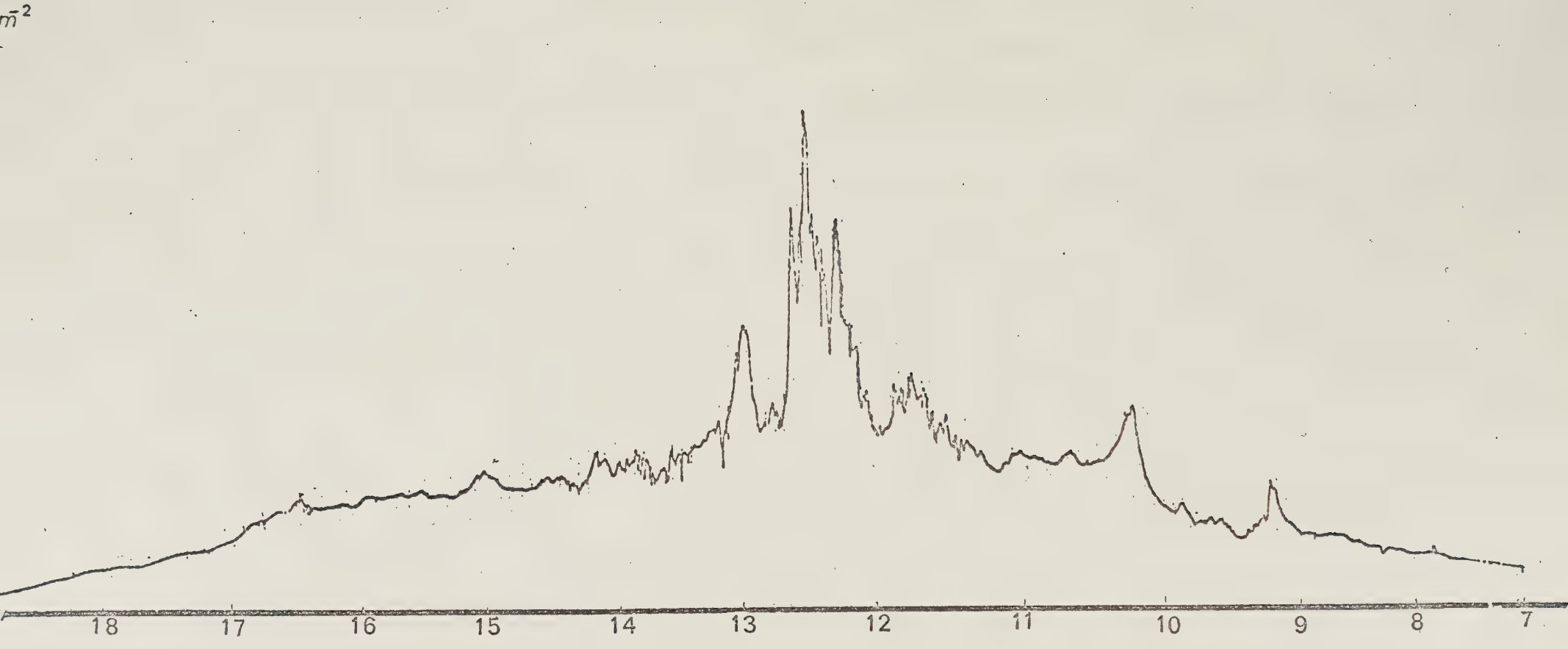



Fig. 1. Evolution de l'éclairement journalier à la date du 11.3.76

gradué en $mm^2$). Pour les autres études qui nécessitent la destruction de la feuille (croissance, dosage de chlorophylle), les surfaces foliaires sont déterminées à partir de photographies, obtenues par contact. Le poids de matière sèche et la teneur en eau sont calculés après passage des feuilles à l'étuve ($\theta$ = 110°C) jusqu'à poids constant (2 jours). L'épaisseur des feuilles est mesurée au pied à coulisse.

D) Extraction et analyse globale des pigments de la feuille.

Pour chacune des conditions, nous avons procédé à l'extraction des chlorophylles par broyage des feuilles coupées en petits morceaux dans l'acétone à 80 %. La teneur en acétone du milieu de broyage est ajustée en tenant compte de l'eau contenue dans le tissu foliaire. L'extraction est effectuée à basse température (2°C) en chambre froide, en lumière verte.

L'extrait est centrifugé 15 minutes à 2000 xg. Après avoir collecté le surnageant le culot est broyé de nouveau dans le solvant et centrifugé jusqu'à l'épuisement des pigments. L'extrait acétonique total conservé à l'abri de la lumière est dilué et les chlorophylles sont dosées spectrophotométriquement (spectrophotomètre à double faisceau LERES Spiler modèle 180).

Les concentrations sont calculées d'après les formules de MAC KINNEY (1941) et de BRUINSMA (1963).

Afin de comparer de façon significative les résultats obtenus, nous avons manipulé sur des matériels foliaires homologues et nous avons pris une masse égale de limbe foliaire

(environ 0,500 g pour chaque prélèvement). Pour chaque extraction le même volume d'acétone a été utilisé (1,7 ml).

E) Echange gazeux photosynthétique.

1) Le circuit de mesure.

Le circuit de mesure est celui de PRIOUL (1971).

C'est un système en circuit ouvert qui permet de suivre les échanges de $CO_2$ et de vapeur d'eau (fig. 2).

L'air comprimé qui alimente le système est débarrassé de son $CO_2$ par de la chaux sodée (placée dans deux flacons) puis mélangé avec de l'air enrichi en $CO_2$ (5 %) provenant d'une bouteille, un débitmètre à capillaire et une vanne de précision permettant de contrôler la teneur du mélange (390-400 v.p.m.).

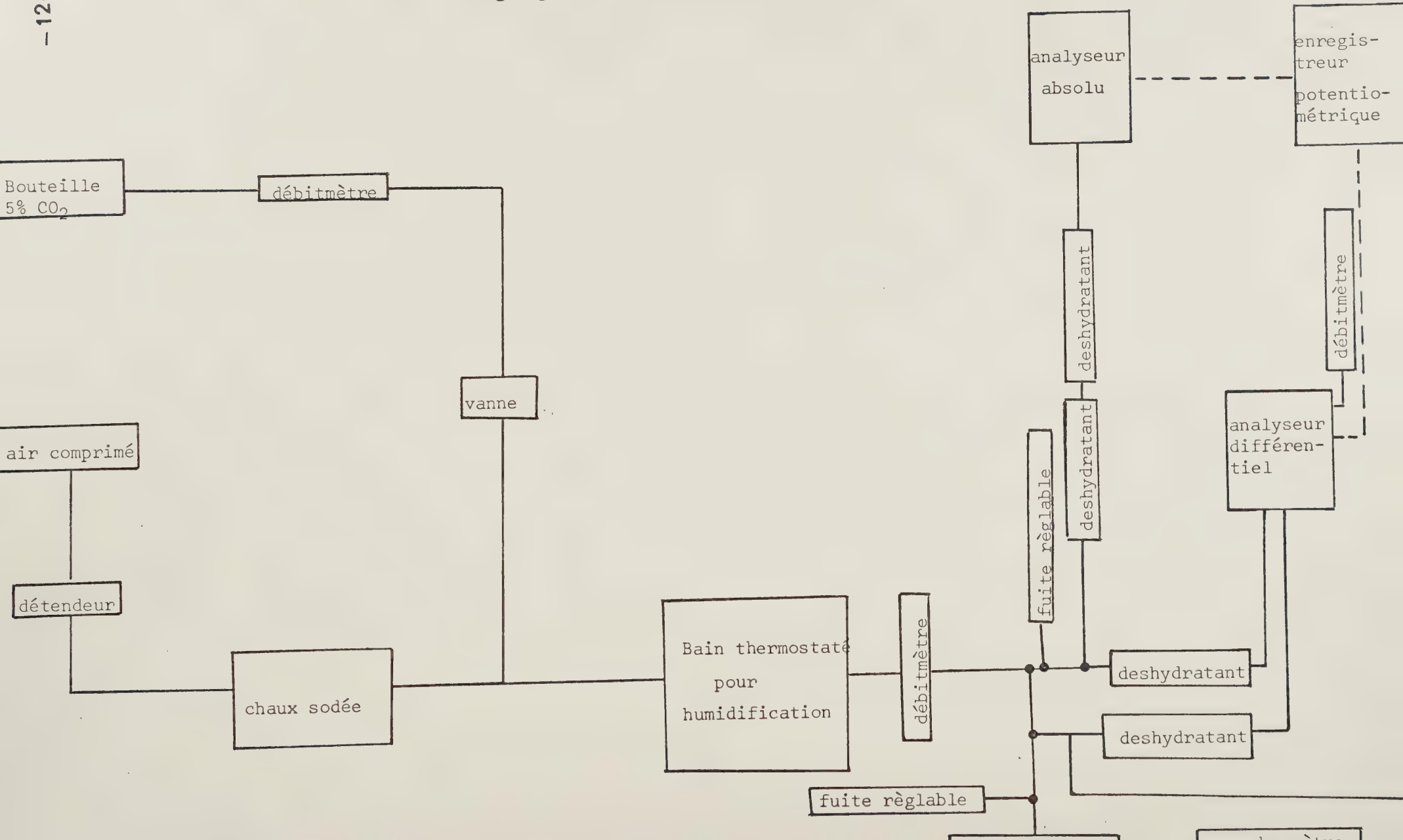
L'air est ensuite saturé en eau par passage dans une série de quatre flacons laveurs maintenus à une température constante par un bain thermostaté au 1/10 de degré. La température de ce bain définit le point de rosée de l'air (15°C) entrant dans la chambre d'assimilation.

A la lumière et en présence de la feuille, l'air s'appauvrit en gaz carbonique et s'enrichit en vapeur d'eau.

Les modifications de composition en vapeur d'eau sont mesurées par un psychromètre à thermocouple humide réalisé d'après BIERHUIZEN et SLATYER (1964) et par un hygromètre manuel à point de rosée (Prolabo n° 0455702).

Après passage dans des tubes dessiccateurs (actigel ou chlorure de calcium), l'air entre dans un analyseur différentiel

Fig. 2. Schéma simplifié du dispositif expérimental pour la mesure des échanges gazeux photosynthétiques.



infrarouge de $CO_2$ dont la gamme est située entre 300 et 400 v.p.m. (HARTMAN et BRAUN).

Cet analyseur mesure en continu la différence de concentration en $CO_2$ entre l'air entrant et l'air sortant de la chambre d'assimilation, deux débitmètres indiquent la quantité d'air qui traverse l'appareil, une série de fuites contrôlées permet d'ajuster les débits à des valeurs compatibles avec un bon fonctionnement des appareils et une bonne sensibilité des mesures.

Un autre analyseur absolu infrarouge de $CO_2$ (ONERA 80 - Schlumberger) dont la gamme est de 0-500 v.p.m. mesure la concentration absolue en $CO_2$ de l'air entrant dans la chambre d'assimilation.

2) La chambre d'assimilation.

La chambre d'assimilation utilisée contient un seul compartiment où l'on place la feuille entière. Cette feuille est attachée au pied qui reste à l'extérieur. Le pétiole passe par une fente rectangulaire, l'étanchéité à ce niveau est assuré par un mastic imperméable aux gaz (Terostat).

Dans le compartiment de mesure, les folioles sont étalées sur un réseau de fil de nylon, une série de six ventilateurs est installée pour réduire les gradients de température de $CO_2$ ou de vapeur d'eau (CHARTIER, 1969).

Des thermocouples placés sous l'épiderme foliaire mesurent les températures. Cette chambre est immergée dans un bain thermostaté (20°C), la partie supérieure de la chambre se trouve

recouverte d'une couche d'eau de 10 cm qui limite l'échauffement en absorbant les rayonnements infrarouge de courte longueur d'onde émis par la lampe.

La source d'éclairage est une lampe à vapeur de mercure de 2 KW (Philips HPL 2000). L'éclairement est modifié par une série d'écrans neutres (papier filtre ou gaze) ou par la variation de la distance entre la lampe et la chambre d'assimilation. Les éclairements sont contrôlés par une petite cellule "solaire" au silicium de 0,9 $cm^2$ (HOFFMAN 110C) placée dans la chambre. Cette cellule a été étalonnée dans des conditions identiques à celle de la mesure contre une thermopile (KIPP et ZONEN).

La totalité des mesures est enregistrée par un seul potentiomètre enregistreur multivoies (MECI) à 16 directions.

3) Les grandeurs à mesurer.

Pour déterminer les différents paramètres caractéristiques de l'assimilation nette, nous avons mesuré au cours d'une même expérience les grandeurs suivantes :

1 - l'éclairement ou énergie lumineuse ($W.m^{-2}$)

2 - la température de l'air $\theta_{air}$ (°C)

3 - la température des feuilles $\theta_1$ (°C)

4 - la surface foliaire ($m^2$)

5 - les concentrations en vapeur d'eau dans l'air à l'entrée et à la sortie de la chambre d'assimilation (Kg de $H_2O$ $m^{-3}$).

6 - la différence entre les concentrations en gaz carbonique de l'air entrant et l'air sortant de la chambre d'assimilation ($\Delta CO_2$)

7 - la concentration absolue en gaz carbonique de l'air à l'entrée de la chambre d'assimilation C (Kg de $CO_2$ $m^{-3}$)

8 - le débit d'air à la sortie de la chambre d'assimilation D ($m^3$ $s^{-1}$).

a) L'assimilation nette et transpiration.

L'assimilation nette de $CO_2$ rapportée à l'unité de surface de feuille se calcule à partir des grandeurs $\Delta CO_2$, D et S par la formule suivante :

$$P_N = \Delta CO_2 \frac{D}{S}$$

et la transpiration :

$$T = \Delta H_2O \frac{D}{S}$$

Après conversion dans les unités de système international on obtient

$P_N$ en $10^{-9}$ Kg $CO_2$ $m^{-2}$ $s^{-1}$

T en $10^{-6}$ Kg $H_2O$ $m^{-2}$ $s^{-1}$

b) Calcul des résistances.

b-1) résistance à la transpiration.

La résistance totale à la diffusion de la vapeur d'eau est égale à la somme de :

$$r_a\ (H_2O) + r_s\ (H_2O)$$

pour les calculer on utilise la formule :

(GAASTRA, 1959)

$$T = \frac{C(H_2O) - C(H_2O)i}{r_a\ (H_2O) + r_s\ (H_2O)}$$

$$(r_a + r_s)H_2O = \frac{C(H_2O) - C(H_2O)i}{T}$$

où T est la transpiration

$C(H_2O)$ : la concentration de vapeur d'eau dans l'air

$C(H_2O)i$ : la concentration de vapeur d'eau dans les espaces intercellulaires obtenue en admettant que l'air intercellulaire est saturé en eau à la température de la feuille

$r_a\ (H_2O)$ : la résistance dans la couche limite air feuille

$r_s\ (H_2O)$ : la résistance stomatique

$r_a\ (H_2O)$ est déterminé en remplaçant les feuilles par des feuilles de papier buvard de même forme et dimension.

b-2) résistance au transfert de $CO_2$.

rappel théorique.

L'assimilation nette de $CO_2$ ($P_N$) par unité de surface de feuille peut s'exprimer par la formule : GAASTRA (1959)

$$P_N = \frac{C - C_1}{r_a + r_s + r_m} \qquad (1)$$

où C : concentration en $CO_2$ dans l'air extérieur

$C_1$ : " " au niveau des sites de carboxylation

$r_a$ : résistance à la diffusion du $CO_2$ au niveau de la couche limite air-feuille.

$r_s$ : résistance à la diffusion du $CO_2$ au niveau des stomates de la cellule et des chambres sous-stomatiques

$r_m$ : résistance à la diffusion de $CO_2$ dans le mésophylle, entre méats et sites de carboxylation.

Selon RABINOWITCH (1951) la réaction de carboxylation peut être schématisée par l'expression :

$$P = \frac{1}{\frac{1}{\alpha E} + \frac{1}{c_1/r_x}} \qquad (2)$$

P étant la photosynthèse brute, $\alpha$ la pente à l'origine, $r_x$ résistance à la carboxylation.

En supposant que tout le $CO_2$ respiratoire est libéré au niveau des sites de carboxylation, on peut écrire :

$$P = P_N + R_L \qquad (3)$$

$R_L$ : respiration à la lumière.

De ces deux équations (1) et (2) et en combinant avec (3), on tire l'expression générale de l'assimilation nette (CHARTIER *et al.* 1970)

$$P_N + R_L = \frac{C - P_N (r_a + r_s + r_m)}{\frac{1}{\alpha E} (C - P_N (r_a + r_s + r_m)) + r_x} \qquad (4)$$

Cette équation n'est applicable en toute rigueur que si la relation entre photosynthèse nette et teneur en $CO_2$ est linéaire (cf. CHARTIER 1969, et PRIOUL 1975 pour une discussion plus approfondie).

b-3) calcul des résistances.

Les termes $P_N$, C et E sont connus pour chaque point expérimental. On obtient $\alpha$ en mesurant graphiquement sur la courbe expérimentale et $R_L$ en extrapolant la tangente à l'origine

courbes vers les régions négatives de $P_N$. Par ce procédé on aboutit à une sous estimation de $R_L$ mais l'erreur commise n'a pas de conséquences considérables dans la détermination de $r_m$ et $r_x$ (CHARTIER *et al.* 1970). Les résistances $r_a$ et $r_s$, pour le $CO_2$, s'obtiennent à partir de celles à la diffusion de la vapeur d'eau par les relations suivantes :

$$r_s\ (CO_2) = 1{,}54\ r_s\ (H_2O)$$ :

COWAN et MILTHORPE (1968)

si

$$r_a\ (CO_2) = 1{,}37\ r_a\ (H_2O)$$ : THOM (1968)

pour la détermination de $r_m$ et $r_x$.

Après avoir remplacé les termes connus dans l'équation (4) par leur valeur numérique, on obtient pour chaque point expérimental, une relation linéaire entre $r_x$ et $r_m$.

La solution du système d'équation peut être obtenue graphiquement (CHARTIER 1969). Il suffit de tracer des droites dont l'ordonnée à l'origine et l'abscisse à l'origine sont les suivantes :

$$b = \left[C - N\ (r_a + r_s)\right]\left[\frac{1}{N+R} - \frac{1}{E}\right]$$

$$-\frac{b}{a} = \frac{C - N\ (r_a + r_s)}{N}$$

Les coordonnées des points de concours donnent $r_m$ et $r_x$.

F) Paramètres structuraux et infrastructuraux.

1) Epiderme et stomates.

Pour l'observation et le comptage des stomates nous avons effectué des répliques sur les faces à l'aide d'un vernis

à ongle incolore, ces répliques sont observées au microscope photonique.

2) Technique de fixation pour la microscopie électronique.

Les prélèvements sont effectués 4 heures après le début de la période lumineuse (10 h du matin sur des feuilles adultes de même âge, définies au cours des études de croissance préalable).

Après avoir éliminé la nervure centrale, un fragment de feuille est débité en petits échantillons dans une goutte de fixateur placé sur une plaque de verre. Les fragments sont pris dans la partie médiane et à la même distance de l'extrémité pour nos quatre conditions.

Dans le cas des feuilles élevées sous 62 $W.m^{-2}$, on voit apparaître un jaunissement d'autant plus prononcé qu'on s'approche des bords de la feuille et de sa pointe. Ces régions ont fait l'objet de prélèvements séparés.

La fixation dure 6 heures dans la glutaraldehyde à 4 % tamponnée dans un tampon phosphate (0,05 M pH = 7,2) additionné de saccharose (0,2 M).

Au cours de la première heure de fixation, l'imprégnation est favorisée par un passage sous vide partiel.

Après rinçage des échantillons par le tampon phosphate saccharosé, on effectue une post-fixation de 3 heures dans le tétroxyde d'osmium ($O_sO_4$) à 2 % dissous dans le même tampon. Les fragments sont ensuite lavés par le tampon phosphate (15 mn) puis

progressivement deshydratés dans une série d'alccols de titre croissant.

Au moment du passage dans l'alcool à 70 %, chaque morceau de feuille est orienté dans une gouttelette d'agar à 1 % afin de faciliter la réalisation de coupes transversales aux faisceaux.

L'inclusion est faite dans l'araldite (GLAUERT et GLAUERT, 1958), la polymérisation s'effectue à l'étuve à 49°C pendant 48 heures.

Les blocs sont coupés à l'ultramicrotome (LKB). Les coupes sont contrastées à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb suivant la méthode de REYNOLDS (1963).

Les observations et les clichés ont été réalisés à l'aide d'un microscope électronique JEM 7.

3) Technique de fixation pour la microscopie photonique.

Les observations en microscopie photonique ont été faites soit sur des coupes semi-fines réalisées à partir du matériel fixé pour la microscopie électronique, soit à partir d'échantillons préparés spécialement. Ces échantillons fixés 24 heures dans le réactif de Helly (tableau 1) sont lavés à l'alcool iodé puis deshydratés dans des solutions alcooliques et inclus dans la paraffine.

Tableau 1 - Composition du fixateur de Helly.

| | | Quantités |
|---|---|---|
| Solution A | - bichromate de potassium | 39 g |
| | - bichlorure de mercure sublimé | 59 g |
| | - eau distillée | 100 $cm^3$ |
| Solution B | formol neutralisé à 10 % | 10 $cm^3$ |

Les coupes réalisées avec un microtome JUNG à une épaisseur de 10 µ sont colorées dans une solution alcoolique saturée de vert lumière, puis montées dans le baume de Canada. Un microscope photonique LEITZ a été utilisé pour les observations.

Les coupes semi-fines obtenues à partir de matériel fixé pour le microscope électronique sont colorées au bleu de Toluidine selon la technique de TRUMP *et al.* (1961).

# RESULTATS

## I - Description de l'appareil photosynthétique et analyse de photosynthèse de la fougère *(Pteris cretica ouvrardii)*.

### A) Croissance, développement et composition.

#### 1) évolution des paramètres foliaires.

Pour suivre la croissance, les feuilles sont repérées dès le stade jeune (crosses). Au bout de 20 jours, les pétioles sont dégagés et atteignent en moyenne 8 cm de longueur, les folioles commencent à s'étaler. A ce stade, ils mesurent en moyenne 3,5 mm de largeur et 20 mm de longueur. Au 30ème jour, tous les folioles sont grands et mesurent en moyenne 15,5 mm de largeur et 102 mm de longueur. Leur croissance en longueur et largeur continue à vitesse différente mais dans un rapport de vitesse constant (fig. 3 C). Nous avons suivi dix feuilles jusqu'à leurs plateaux de croissance, limite assez difficile à définir en raison de leur lent développement, mais néanmoins les résultats présentés (fig. 3 A, B, C, D) montrent assez précisément que la croissance des feuilles, en longueur et en largeur, dure de 70 à 75 jours. L'arrêt de croissance est marqué par le passage de la couleur vert clair au vert très sombre ; en même temps, les feuilles deviennent beaucoup plus rigides. Ce changement est très brutal et très net. Les feuilles adultes peuvent ainsi être facilement distinguées des feuilles jeunes. Ces dernières sont très fragiles. On a remarqué qu'une faible variation des conditions

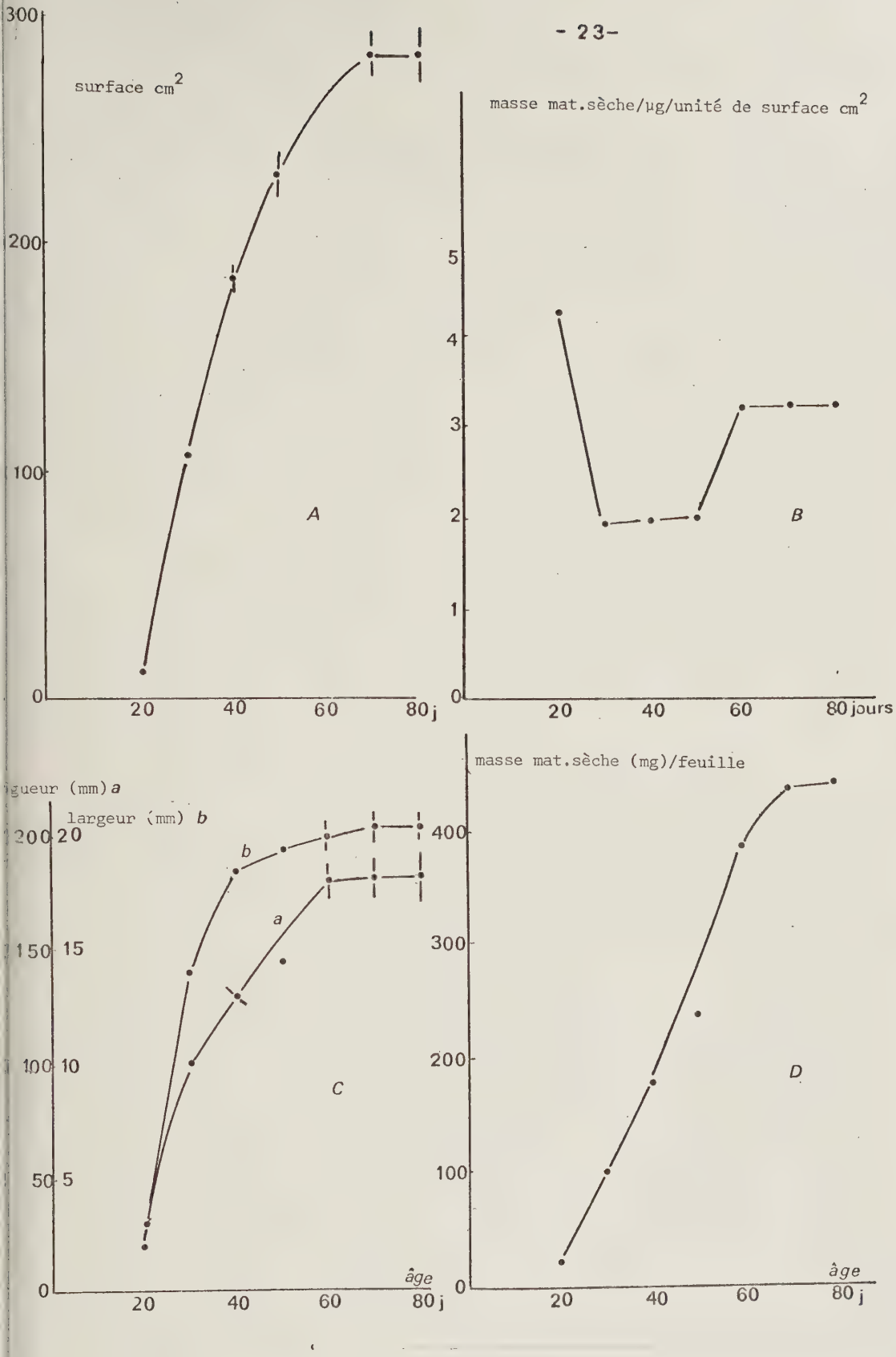



Fig. 3. Quelques caractéristiques de la croissance des feuilles de *Pteris cretica ouvrardii* (moyenne de 10 feuilles).

A. croissance en surface

B. variation de masse de matière sèche par unité de surface

C. a) croissance en longueur
   b) croissance en largeur

D. augmentation du poids de matière sèche par feuille.

d'environnement provoque chez ces feuilles un flétrissement rapide, alors que les feuilles adultes ne réagissent pas. La figure B confirme ces observations : on observe en effet une brusque augmentation de la masse de matière sèche par unité de surface à partir de 60 jours. Les courbes A, B, C, D montrent que le point maximum est atteint le 60ème jour pour la croissance en longueur et largeur et vers 70 à 75 jours pour la croissance en surface et en masse de substance sèche. Signalons que l'augmentation de surface des folioles se fait plus ou moins rapidement suivant les différentes folioles, en particulier la foliole unique proximale du pétiole a toujours une surface plus grande.

2) Composition.

Nous avons présenté les valeurs obtenues pour *Pteris cretica ouvrardii* avec celles déjà publiées (*Lolium multiflorum*, PRIOUL 1971) cultivées sous des niveaux d'éclairement voisins (tableau 2).

Il est intéressant de remarquer que les densités de matière fraîche et teneur en chlorophylle par unité de surface sont les mêmes. Par contre, les densités de matière sèche sont 2 à 3 fois plus faibles chez *Lolium multiflorum*, ce qui fait apparaître une différence de teneur en eau de 1 à 4. Les rapports chlorophylle a/chlorophylle b sont peu modifiés.

Ces différences de comportement soulignent, en lumière faible, la supériorité des performances de croissance du *Pteris* par rapport à celle d'une plante de lumière typique comme le *Lolium*.

| | teneur en eau mg eau/mg s | densité de mat.sèche µg $mm^{-2}$ | densité de mat.fraîche µg $mm^{-2}$ | chloro-phylle % de ms | chlorophylle par unité de surface µg $cm^{-2}$ | rapport a : b |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Lolium multiflorum* 16 $W.m^{-2}$ (PRIOUL 1971) | 12 | 11,3 | 140,2 | 1,9 | 19,7 | 2,6 |
| *Pteris cretica ouvrardii* 20 $W.m^{-2}$ | 4 | 28,3 | 140,5 | 0,64 | 18,1 | 2,4 |

Tableau 2. Comparaison : teneur en eau, densité de matière sèche et fraîche, teneur en chlorophylles et rapport chlorophylle a : b chez deux plantes *(Lolium multiflorum* et *Pteris cretica ouvrardii)* cultivées sous des niveaux d'éclairement voisins. (âge physiologique comparable)

B) Structure générale de la feuille.

1) Observation en microscopie photonique.

L'examen de coupes semi-fines de la section transversale du limbe permet de distinguer une succession simple des tissus, de la face supérieure à la face inférieure (Pl. I fig. A). Les cellules épidermiques de la face supérieure et inférieure des feuilles renferment quelques organites cellulaires notamment des chloroplastes ; ces organites apparaissent peu développées, leur taille est réduite.

L'épiderme supérieur est dépourvu de stomates ; l'épiderme inférieur comprend de place en place des cellules stomatiques (fig. 4) qui comme les autres cellules de l'épiderme possèdent une très grande vacuole et quelques rares organites.

Fig. 4. Stomates de l'épiderme inférieur (G x 400).

Entre ces deux couches épidermiques, se trouvent 4 à 5 épaisseurs de cellules de forme très irrégulière, entourées par des nombreuses lacunes. Ce tissu lacuneux constitue le mésophylle ; dans ces cellules, le nombre des organites sur un plan donné est très variable d'une cellule à l'autre.

A première vue, on remarque une très grande hétérogénéité de la population chloroplastique (Pl. I, fig. B) : l'importance des inclusions amylacées, à l'intérieur des chloroplastes, est très variable et on peut facilement distinguer deux ou trois groupes de chloroplastes, bien séparés, qui se succèdent progressivement au fur et à mesure qu'on traverse la feuille (cf. encart, Pl. I, fig. B).

En conclusion, la structure générale du limbe ne révèle pas de particularités remarquables si ce n'est l'absence totale de tissu palissadique et des cellules très irrégulières entourées par des lacunes énormes. Les faisceaux libero-ligneux comprennent des cellules rondes à parois plus épaisses sans méats, formant un arc de cercle autour de phloème entourant de petites cellules du phloème (type structure en couronne).

2) Observation en microscopie électronique.

Une observation des portions jeunes (extrémité de feuille) révèle un tissu homogène formé de cellules différenciées contenant un gros noyau, de petites vacuoles et un cytoplasme contenant des proplastes, des mitochondries, des dictyosomes et un reticulum endoplasmique abondant (Pl. II). Etant donné que la croissance

des feuilles s'effectue par la partie méristématique de l'extrémité, nous avons pris pour nos études, des échantillons dans la partie médiane des feuilles. Dans cette région, les tissus sont bien différenciés. Les cellules du mésophylle (planche III) présentent de grandes vacuoles dans la zone périphérique.

Ces cellules sont très riches en organites cytoplasmiques telles que mitochondries, peroxysomes (pas visibles sur la planche III) ; par contre le nombre de chloroplastes est réduit. Les mitochondries sont plus souvent localisées entre les chloroplastes. En plus de ces organites très bien individualisés, on observe dans le cytoplasme un réseau très développé de vésicules qui s'étend à toutes les parties du cytoplasme et qui constitue le réticulum endoplasmique. De tous ces constituants cytoplasmiques, les chloroplastes ont une prédominance très nette par leur forme et leur très grande taille et plus particulièrement par leur réseau membranaire interne très dense. Ils ont une forme ovoïde avec des tailles de section différentes. Ces chloroplastes possèdent une structure granaire assez classique : le système membranaire interne est composé de deux types d'arrangements architecturaux, certaines lamelles présentent un profil court et forment les granums en s'empilant régulièrement (thylakoïdes granaires), d'autres des lamelles individualisées au profil plus long, se trouvent dans le stroma. Ce sont les thylakoïdes stromatiques (ou lamelles intergranaires). L'épaisseur et le nombre des empilements granaires sont nettement variables d'un chloroplaste à l'autre ; certains chloroplastes posèdent de nombreux granums formés par l'accolement étroit

de 15 à 20 lamelles, d'autres contiennent un nombre réduit de granums mais chacun d'eux est alors constitué de 40 à 50 lamelles empilées (Pl. IV) et plus fréquemment on trouve des chloroplastes possédant à la fois des granums très volumineux et des granums moins épais.

Les thylakoïdes stromatiques sont très nombreux, relativement longs, assurant la liaison entre les divers granums. Ce système membranaire bien développé est entouré par un stroma granuleux dont la densité est nettement supérieure à celle du cytoplasme environnant. Le stroma renferme également de nombreux globules osmiophiles (plastoglobuli, selon LICHTENTHALER et PEVELING 1967) probablement lipidiques. Certains de ces globules sont petits et se trouvent entre deux granums sur les thylakoïdes stromatiques, tandis que d'autres de taille plus grande se trouvent dans le stroma.

Enfin, ces chloroplastes sont caractérisés par la présence plus ou moins abondante d'amidon. On peut distinguer trois groupes de chloroplastes à localisation différente : l'un des groupes est constitué de chloroplastes sans amidon ou contenant seulement quelques petits grains d'amidon ($ch_1$), placés dans les deux épaisseurs de cellules immédiatement sous les cellules épidermiques supérieures (planche IV).

Un second groupe comprend des chloroplastes dont le contenu en amidon est intermédiaire ($ch_2$), ces chloroplastes sont préférentiellement localisés dans les cellules de la partie médiane du mésophylle (pl. V).

Enfin, existent des chloroplastes plus riches encore en amidon ($ch_3$) localisés dans la région inférieure du mésophylle

juste avant l'épiderme inférieur. Ils sont très reconnaissables par leur section arrondie, déformés par leur surcharge d'amidon (cf. Pl. 1 fig. B) (Pl. VI).

C) Etude de l'activité photosynthétique.

1) Evolution en fonction de l'âge des feuilles.

La méthode utilisée nous a permis de suivre la photosynthèse d'une seule feuille entière à la fois. Il nous a paru utile dans un premier temps de comparer l'assimilation des différentes feuilles depuis de jeunes feuilles jusqu'à des feuilles très âgées afin de choisir la plus représentative. Nous avons trouvé (fig. 5) que l'assimilation par unité de surface varie en fonction de l'âge de la feuille. Les jeunes feuilles ont une assimilation plus forte par unité de surface que les feuilles presque adultes et ces dernières plus que les feuilles très âgées.

2) Paramètres photosynthétiques des feuilles adultes.

A la suite de ces résultats, nous avons choisi, pour les mesures ultérieures, des feuilles ayant atteint 80 % de leur surface finale, qui peuvent être considérées comme photosynthétiquement adultes (ŠESTÁK et ČATSKÝ 1962).

Les courbes photosynthèse-éclairement obtenues sont analogues à celles des plantes d'ombre (fig. 6). Le point de compensation est très bas, 1 à 2 $W.m^{-2}$, et le plateau de saturation rapidement atteint (28 $W.m^{-2}$). Par contre, la pente de la partie linéaire de la courbe mesurée par la tangente de l'angle

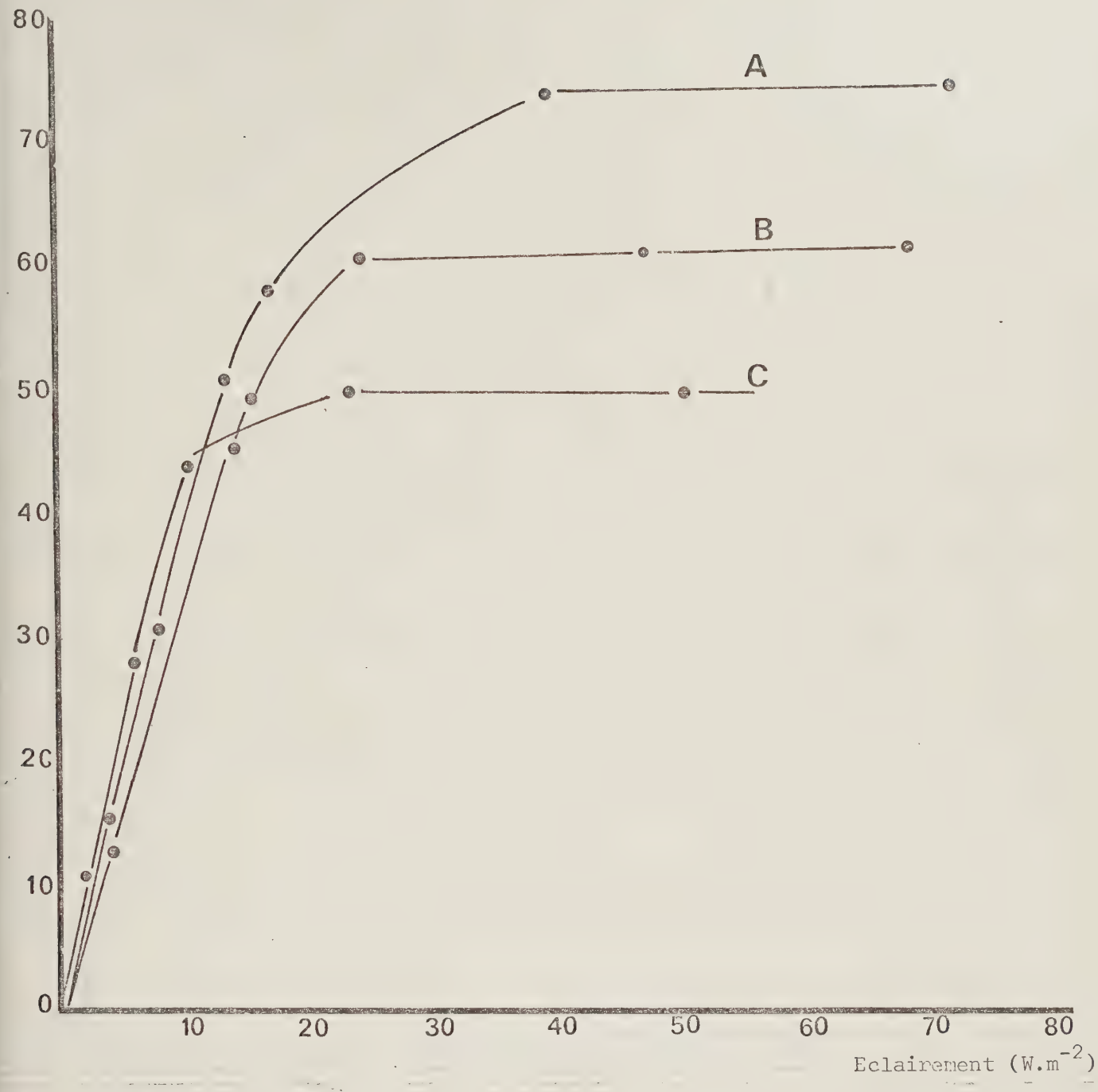



Fig. 5. Comparaison de l'assimilation nette des feuilles de *Pteris* aux différents stades du développement.

(cultivé en serre, température 18 à 22°C, humidité relative 65 à 75 %, éclairement 20 à 32 W.m$^{-2}$).

A = feuille jeune

B = feuille adulte

C = feuille âgée

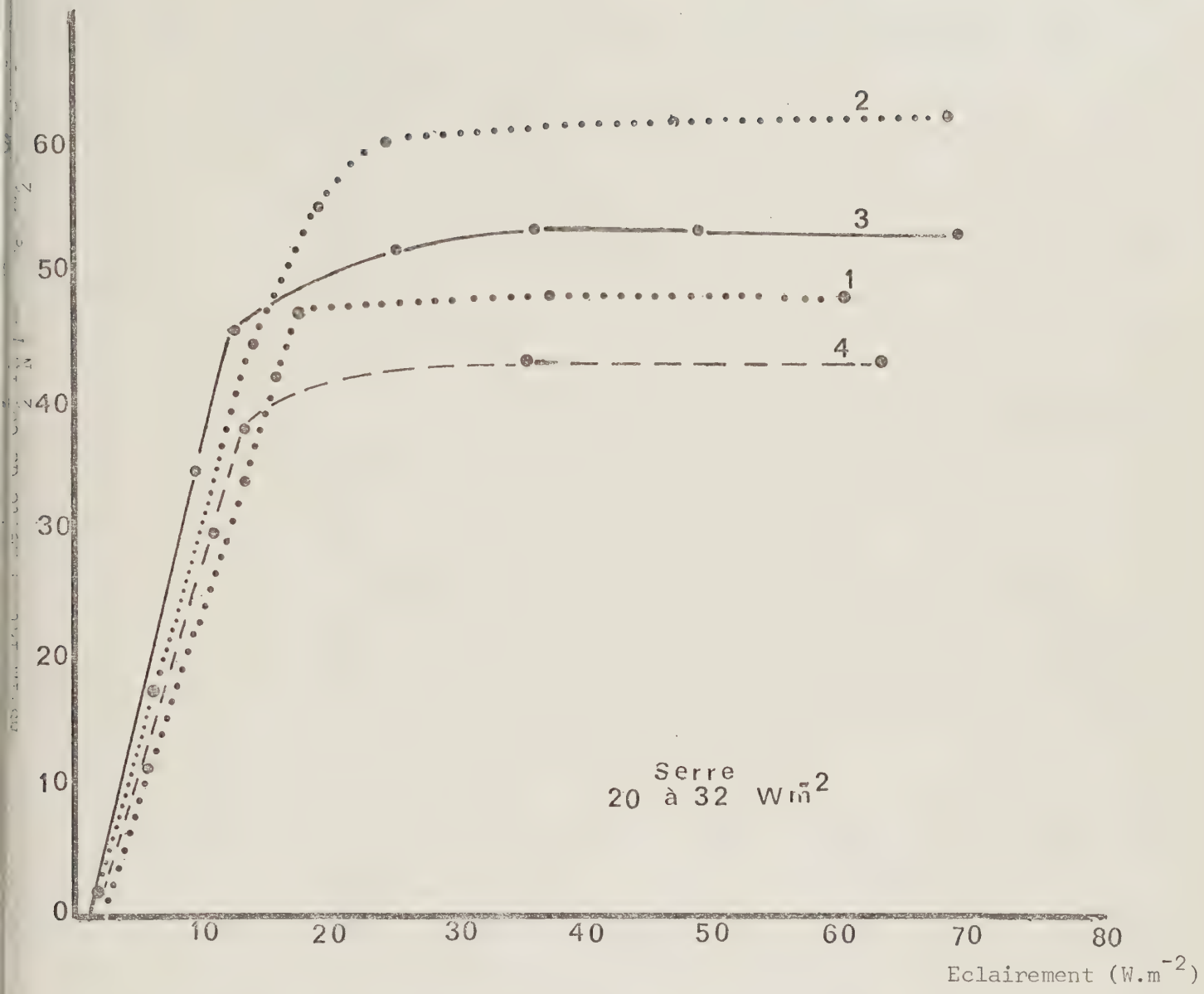



Fig. 6. Assimilation nette en fonction de l'éclairement.
Chaque courbe correspond à la photosynthèse d'une feuille adulte (ordre des prélèvements 1, 2, 3, 4, dix jours séparent les prélèvements).

formé par la courbe et l'axe des abscisses est très différente de celle de plantes de lumière typique (tableau 3).

| | Pente à l'origine $10^{-9}$ Kg J$^{-1}$ |
|---|---|
| *Phaseolus vulgaris* 130 W.m$^{-2}$ (CHARTIER 1969) | 5,07 |
| *Lolium multiflorum* 16 W.m$^{-2}$ (PRIOUL 1971) | 4,64 |
| *Pteris cretica ouvrardii* 20 W.m$^{-2}$ | 3,54 |

L'analyse des composantes du plateau de saturation par le calcul des résistances est décrit dans le tableau 4.

Tableau 4 :

Comparaison des résistances de *Pteris cretica ouvrardii* cultivé à un éclairement de 20 à 32 W.m$^{-2}$ à celles de deux autres plantes (*Phaseolus vulgaris* et *Lolium multiflorum*) cultivées à un seul éclairement de 130 W.m$^{-2}$ pour *Phaseolus* et deux éclairements de 110 et 16 W.m$^{-2}$ pour *Lolium*.

| | $r_a$ | $r_s$ | $r_m$ | $r_x$ | r |
|---|---|---|---|---|---|
| *Phaseolus vulgaris* 130 W.m$^{-2}$ (CHARTIER 1969) | 46 | 99 | 663 | 21 | 829 |
| *Lolium multiflorum* 110 W.m$^{-2}$ (PRIOUL 1971) | 71 | 248 | 627 | 41 | 987 |
| *Lolium multiflorum* 16 W.m$^{-2}$ (PRIOUL 1971) | 71 | 707 | 1964 | 167 | 2909 |
| *Pteris cretica ouvrardii* 20 à 32 W.m$^{-2}$ | 71 | 1676 | 8168 | 141 | 10056 |

Si on compare les valeurs obtenues pour cette plante avec celles déjà publiées (*Phaseolus vulgaris* cultivé sous 130 $W.m^{-2}$ CHARTIER 1969, *Lolium multiflorum* cultivé sous 16 $W.m^{-2}$ et 110 $W.m^{-2}$ PRIOUL 1971), la somme des résistances est dix fois plus élevée que chez les plantes cultivées à fort éclairement et trois fois plus que chez le *Lolium* cultivé en faible éclairement ce qui explique la faible valeur des plateaux de saturation. Mais $r_m$ est toujours la plus importante résistance et $r_a$ la plus faible.

La variation de $r_s$ en fonction de l'éclairement (fig. 7) montre que l'ouverture maximale des stomates est obtenue pour des éclairements supérieurs à ceux nécessaires à la saturation de la photosynthèse. De ce point de vue le *Pteris* diffère des autres plantes de lumière précédemment étudiées (CHARTIER 1969). La faible répercussion de cette ouverture complète des stomates sur la photosynthèse à saturation s'explique par le fait que $r_s$ représente chez ces plantes une faible partie de la résistance totale (16 %).

La valeur élevée $r_m/r_x$ reflète la forte convexité des courbes passant presque sans transition de la partie linéaire initiale au plateau de saturation.

3) Inhibition de la photosynthèse en éclairement saturant.

Une autre caractéristique de courbe de P = f (E) des fougères, est que le plateau de saturation lumineux ne se maintient pas quand l'éclairement augmente. Au lieu d'avoir une photosynthèse

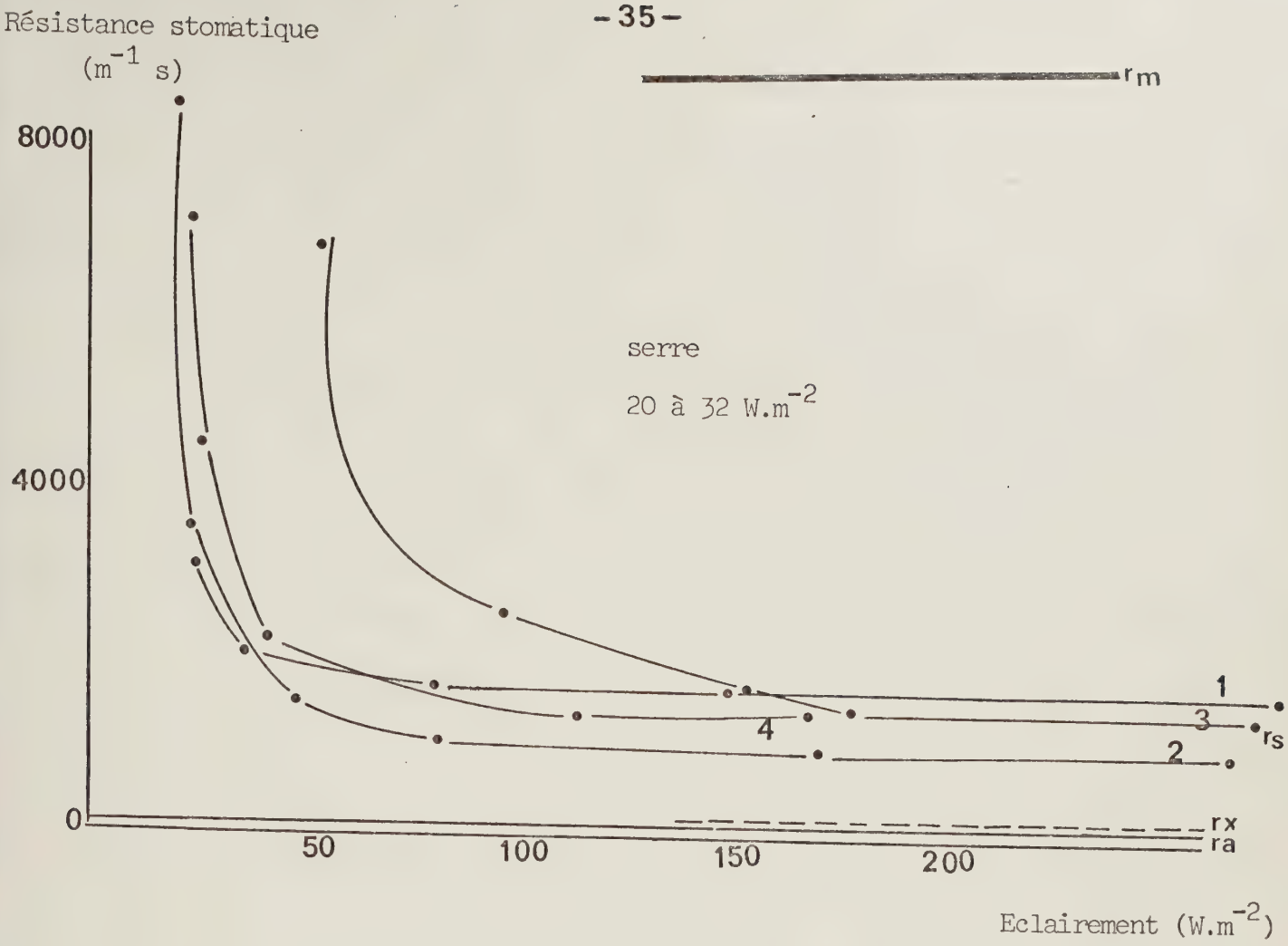



Fig. 7. Variation de la résistance stomatique ($r_s$) en fonction de l'éclairement pour chacune des courbes P = f (E) de la fig. 6.

Les valeurs moyennes des résistances dans l'air ($r_a$) dans le mésophylle ($r_m$) et à la carboxylation ($r_x$) sont également indiquées à titre de comparaison.

constante pour un éclairement donné on observe à partir de 60-80 $W.m^{-2}$ une dérive continuelle. La fig. 8 illustre cet état de fait.

Une étude systématique de ce phénomène sur 5 courbes permet de constater que la dérive est sensiblement constante en fonction du temps pendant les premières minutes. L'effet paraît plus complexe : le seuil à partir duquel la dérive apparaît est variable (de 60 à 150 $W.m^{-2}$). L'effet semble être atteint aux alentours de 150 $W.m^{-2}$. Il faut toutefois souligner qu'il y a interaction entre éclairement et temps ce qui rend l'interprétation plus complexe.

L'examen des résistances stomatiques (fig. 9) montre que les variations de photosynthèse observées ne sont pas attribuables aux stomates.

Si on prolonge l'éclairement fort pendant plusieurs jours consécutifs (fig. 10) on aboutit à une inhibition totale de la photosynthèse. Après ce traitement, la plante a été remise en serre ; on n'a constaté aucune altération visible au niveau de la feuille irradiée même 40 jours après.

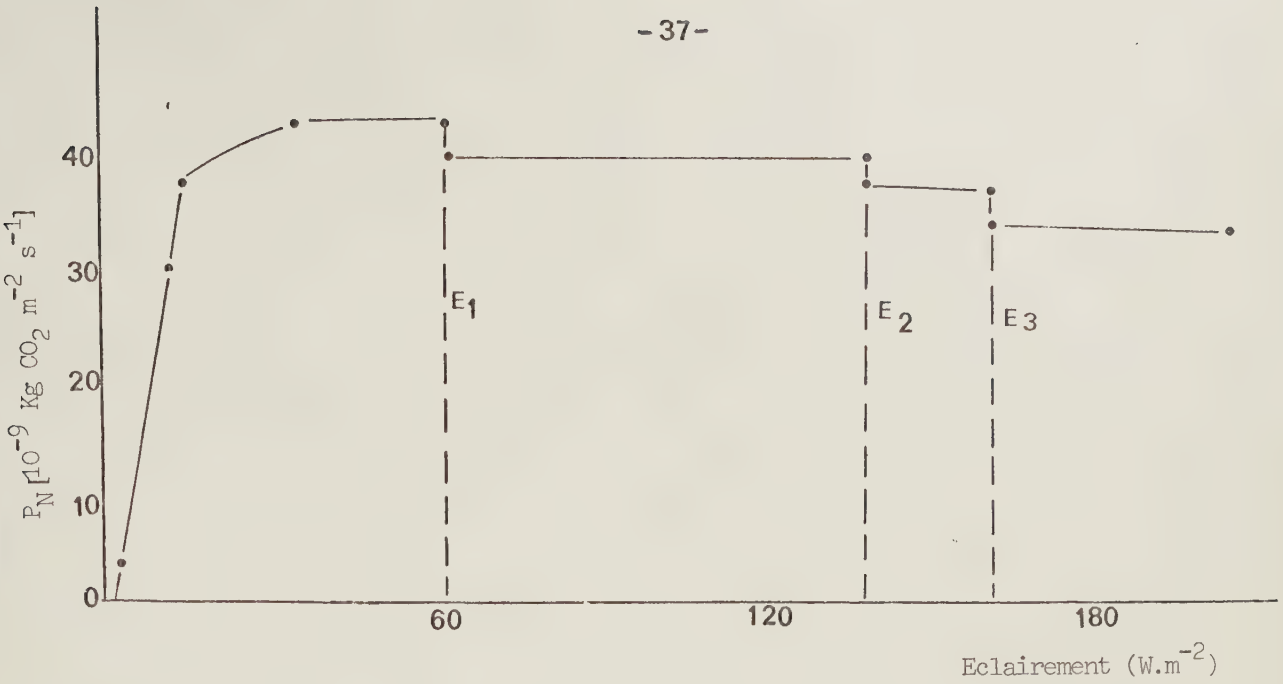



Fig. 8. Courbe photosynthèse éclairement. A partir de 62 $W.m^{-2}$ la photosynthèse à éclairement constant n'est pas stable, on observe une dérive continuelle. La valeur initiale et la valeur au bout de 12 minutes sont indiquées pour les 3 éclairements $E_1$, $E_2$, $E_3$.

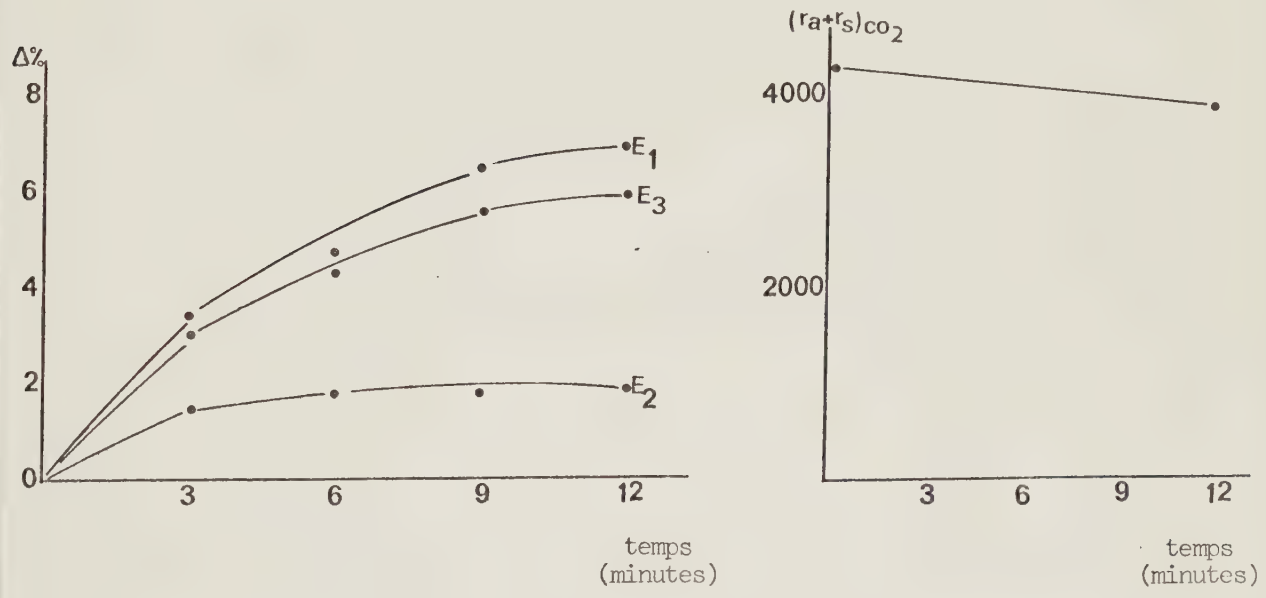



Fig. 9. Décroissance relative de la photosynthèse en fonction du temps

($E_1$, $E_2$, $E_3$ valeurs de l'éclairement : respectivement 60, 120, 180 $W.m^{-2}$).

Variation $(r_a + r_s)CO_2$ au cours de la dérive de la photosynthèse.

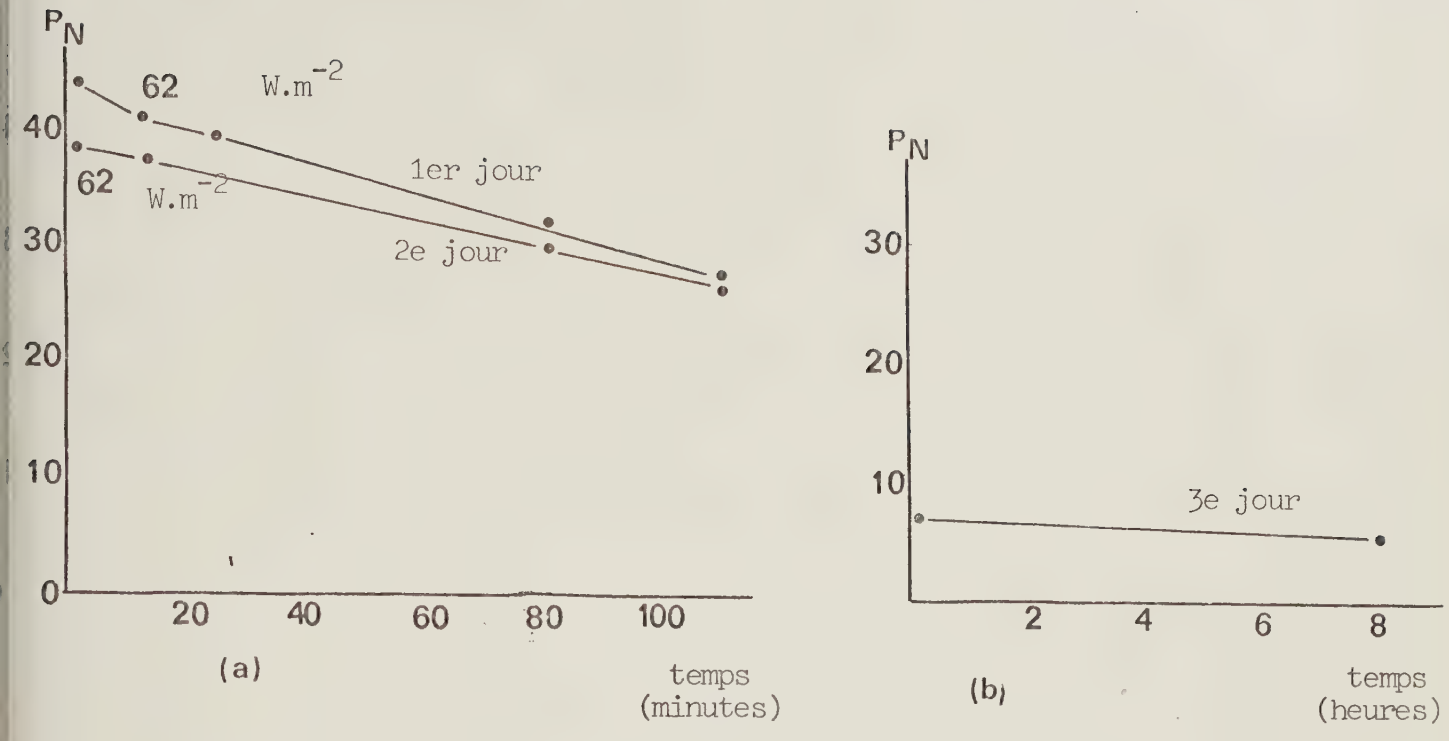



Fig. 10. Dérive de la photosynthèse au cours du temps pour une feuille soumise pendant 2 heures à des éclairements forts (a) et le 4ème jour pendant 8 heures des mêmes éclairements (b) (au cours du 3ème jour, la même feuille a subi des variations de température et gradient d'humidité sous éclairement fort).

II - Analyse des variations en fonction des conditions de culture.

A) Expérience en enceintes conditionnées.

1) Croissance, développement et composition.

a) surface foliaire.

Une simple observation des feuilles dès le 30ème jour de l'expérience montre clairement les variations induites par les différents climats photoniques sur leur comportement et leur développement. En effet, la vitesse de croissance définie comme la vitesse d'augmentation de surface foliaire est fortement diminuée pour les plantes placées sous un éclairement de 62 $W.m^{-2}$. On observe un jaunissement qui commence par les jeunes feuilles et atteint progressivement les feuilles plus âgées. Après trente jours les feuilles placées dans les conditions d'éclairement de 62 $W.m^{-2}$ ont une taille plus réduite et une teinte jaunâtre par rapport aux feuilles placées dans la condition d'éclairement de 16 $W.m^{-2}$ (Pl. VII, fig. A).

A la fin du deuxième mois de l'expérience, toutes les feuilles dans la condition de 62 $W.m^{-2}$ ont une surface plus petite et une teinte plus jaune que les feuilles cultivées sous 16 $W.m^{-2}$. La surface moyenne des feuilles adultes, âgées de 70 jours est de 134,13 $cm^2$ pour la condition 16 $W.m^{-2}$ et de 81,38 $cm^2$ pour 62 $W.m^{-2}$ (témoin 140 $cm^2$) (Pl. VIII) (moyenne de 10 feuilles) (tableau 5).

b) production de matière sèche.

Parallèlement à la diminution de surface foliaire les feuilles, dans la condition 62 $W.m^{-2}$, s'épaississent et la matière sèche par rapport à la surface foliaire augmente.

Le tableau 5 montre que pour la même surface foliaire le poids de matière sèche a presque doublé dans la condition de fort éclairement.

| éclairement | surface $cm^2$/ feuille | PMS mg/ feuille | PMS mg/ $cm^2$ | Teneur en eau en % du PMS | Teneur en chlorophylle $\mu g/cm^2$ | $\mu g$/mg PMS |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 16 $W.m^{-2}$ | 134,1 | 347 | 2,6 | 379 | 22,1 | 8,6 |
| 62 $W.m^{-2}$ | 81,3 | 328 | 4,1 | 234 | 6,5 | 1,6 |

Tableau 5. Variation des critères de croissance des feuilles âgées de 70 jours (moyenne de 10 feuilles).

Le déficit en matière sèche est compensé par une augmentation de la teneur en eau en fonction de la diminution de l'éclairement. Par comparaison aux plantes supérieures, les teneurs en eau observées chez ces Fougères sont toujours beaucoup plus faibles (sous fort éclairement) ; il y a seulement 70 % d'eau par rapport à la matière fraîche. Il est intéressant de signaler qu'une augmentation de l'éclairement provoque une sporulation très précoce, en effet, dans la condition de 62 $W.m^{-2}$ à la fin du 2ème mois d'expérience, sur dix feuilles étudiées, on a enregistré 4 feuilles chargées de spores.

c) composition pigmentaire des feuilles.

La méthode d'extraction rapide et d'analyse des chlorophylles foliaires utilisée nous a permis d'établir le spectre d'absorption de l'ensemble des pigments chez la feuille adulte, les courbes représentées (fig. 11)nous montrent l'existence de deux pics d'absorption (à 430 mu et 663 mu), qui sont caractéristiques de l'absorption maximale des chlorophylles, l'épaulement

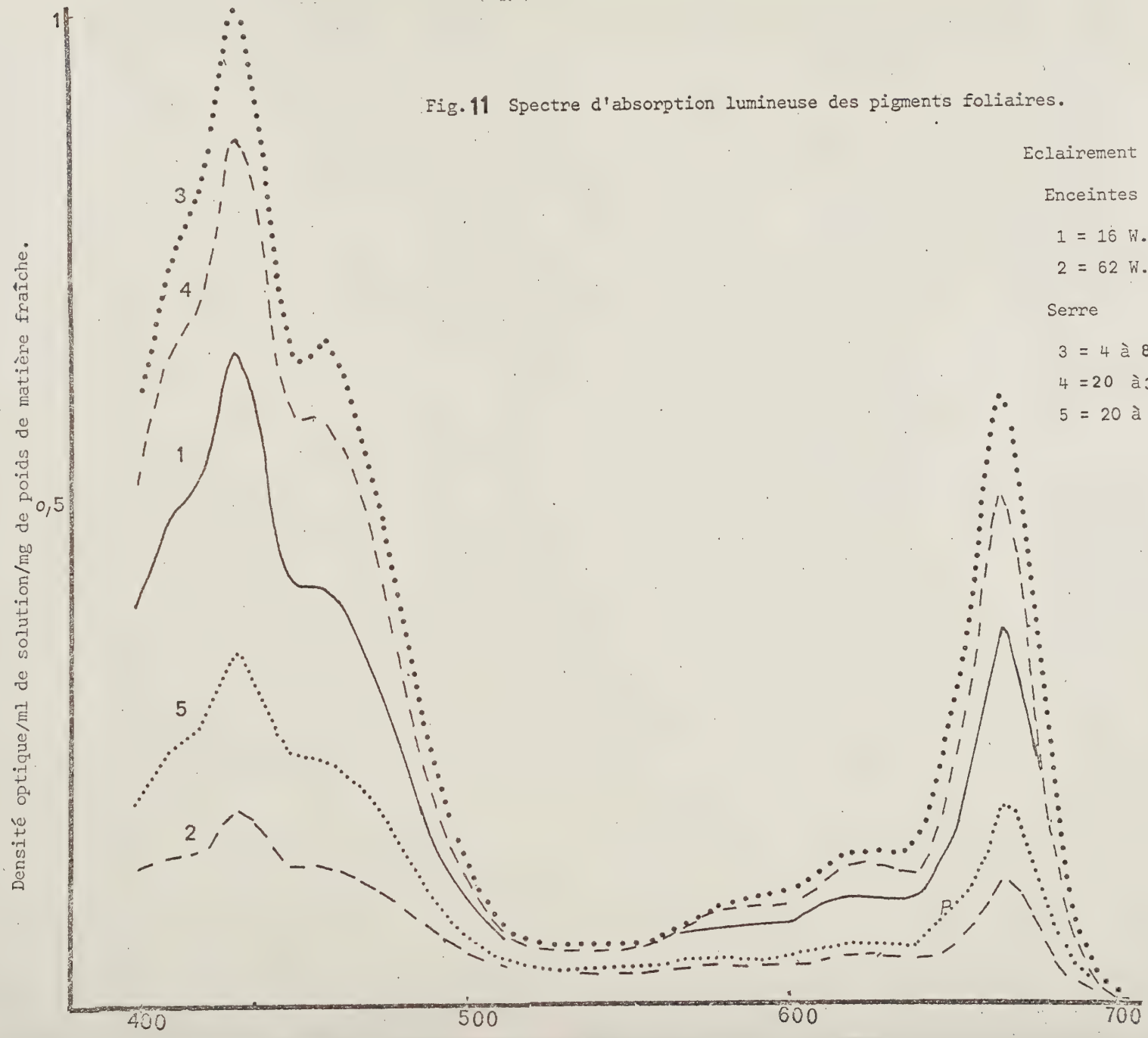



Fig. 11 Spectre d'absorption lumineuse des pigments foliaires.

Eclairement

Enceintes conditionnées

1 = 16 $W.m^{-2}$

2 = 62 $W.m^{-2}$

Serre

3 = 4 à 8 $W.m^{-2}$

4 = 20 à 32 $W.m^{-2}$

5 = 20 à 250 $W.m^{-2}$

à 455 indique la présence de caroténoïdes.

Toutes ces courbes sont qualitativement identiques et s'apparentent aux spectres normaux obtenus avec les extraits pigmentaires des feuilles vertes des Angiospermes. Pour toutes les conditions, l'équilibre pigmentaire est conservé, les rapports chlorophylle a/chlorophylle b varient peu. On note seulement une diminution très importante de la chlorophylle par rapport au témoin dûe à l'augmentation de la lumière et cette diminution se manifeste rapidement. Elle atteint dès le 40ème jour d'expérience une valeur presque stable et sa variation entre le 40e et le 120e jour n'est pas considérable (fig. 12).

Ces résultats montrent très clairement que l'augmentation de l'éclairment provoque une diminution très sensible de la teneur en chlorophylle et une augmentation du poids de matière sèche par feuille et par unité de surface foliaire.

2) Structures et infrastructures.

a) Condition de faible éclairement (16 $W.m^{-2}$).

a-1) Structures.

L'anatomie générale du limbe est comparable à celle décrite précédemment sauf une faible diminution de l'épaisseur du limbe (Pl. IX).

a-2) Infrastructures.

La morphologie des chloroplastes et l'organisation de leur système lamellaire ne sont pas modifiées, elles sont comparables à celles observées pour le témoin (cf. Pl. IV).

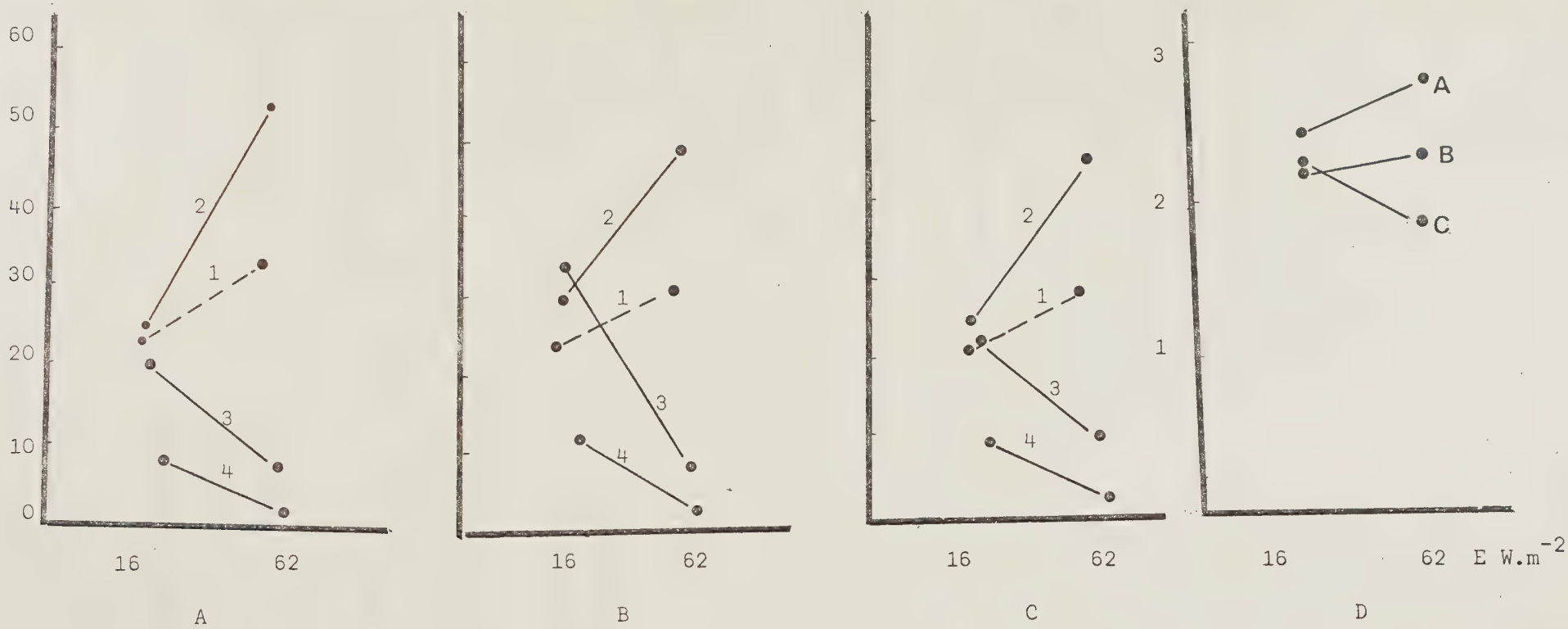



Fig. 12 Evolution des paramètres de croissance en fonction du temps

A - 40ème jour d'expérience
B - 80ème jour d'expérience
C - 120ème jour d'expérience
D - rapport chlorophylle a/b (pour 3 prélèvements)

1 = % de MS
2 = PMS ( g mm$^2$)
3 = chlorophylle (µg cm$^2$)
4 = chlorophylle (µg, mg PMS)

Les chloroplastes contiennent des granums épais, bien structurés, le stroma est dense avec de très nombreux globules lipidiques (Pl. X).

Les différents types de chloroplastes sont présents, on peut noter une faible diminution des chloroplastes ayant des gros grains d'amidon par rapport aux chloroplastes ayant des grains d'amidon un peu plus petits.

Les autres organites tels que mitochondries et peroxysomes sont également présents et ils accompagnent indifféremment tous les chloroplastes (Pl. X A et B).

b) Condition de fort éclairement (62 $W.m^{-2}$).

b-1) Structures.

On remarque des différences structurales importantes par rapport au limbe des plantes cultivées en faible éclairement.

La différence la plus frappante porte sur l'épaisseur du limbe (220 µ) contre (185 µ) pour 16 $W.m^{-2}$, les lacunes sont plus petites et plus serrées, les méats également ; les stomates qui se situent uniquement sur la face inférieure semblent avoir une densité beaucoup plus élevée. Une telle affirmation mériterait un plus grand nombre d'observations, nous la mentionnons seulement à titre indicatif. Ces différences structurales analogues ont été signalées par COMBES (1910), ROSE (1913), LEMEE (1947) dans le cas de *Teucrium scorodonia*. LEMEE (1947) observe chez cette plante une augmentation de la densité stomatique et un épaississement du limbe chez la forme lumière de cette plante. MOUSSEAU (1969), en vérifiant ces résultats, montre que la densité stomatique est presque double

chez les feuilles lumière de cette plante.

b-2) Infrastructures.

Les infrastructures sont modifiées de manière très remarquable : le système lamellaire est très réduit, les thylakoïdes sont isolés, grossièrement parallèles et occupent les chloroplastes dans toute leur longueur (pl. XI et XII), rarement deux ou trois se groupent pour former un granum. Cette organisation est comparable à celle des chloroplastes présents dans la gaine périvasculaire de certaines Graminées $C_4$. On observe, en outre, une grande abondance de globules osmiophiles. Ces globules se répartissent dans le stroma en groupes de 6 ou 8 (en moyenne 18 à 25 globules sur chaque section chloroplastique). Le stroma est très dense, granuleux. Les différents types de chloroplastes sont présents, mais, peut être, les chloroplastes avec de petits grains d'amidon sont-ils moins nombreux que les chloroplastes plus riches en amidon. Les autres organites sont présents dans toutes les cellules, les mitochondries sont nombreuses (Pl. XIII).

3) Photosynthèse.

Une comparaison des courbes P = f (E) permet d'observer que le plateau de saturation est plus élevé chez les plantes cultivées sous faible éclairement (fig. 13). La diminution du plateau en éclairement fort se retrouve chez d'autres plantes d'ombre (écotype de l'ombre de *Solidago*, BJÖRMAN et HOLMGREN 1963) qui diffèrent sur ce point des plantes de lumière où il y a une augmentation corrélative de l'activité photosynthétique instantanée

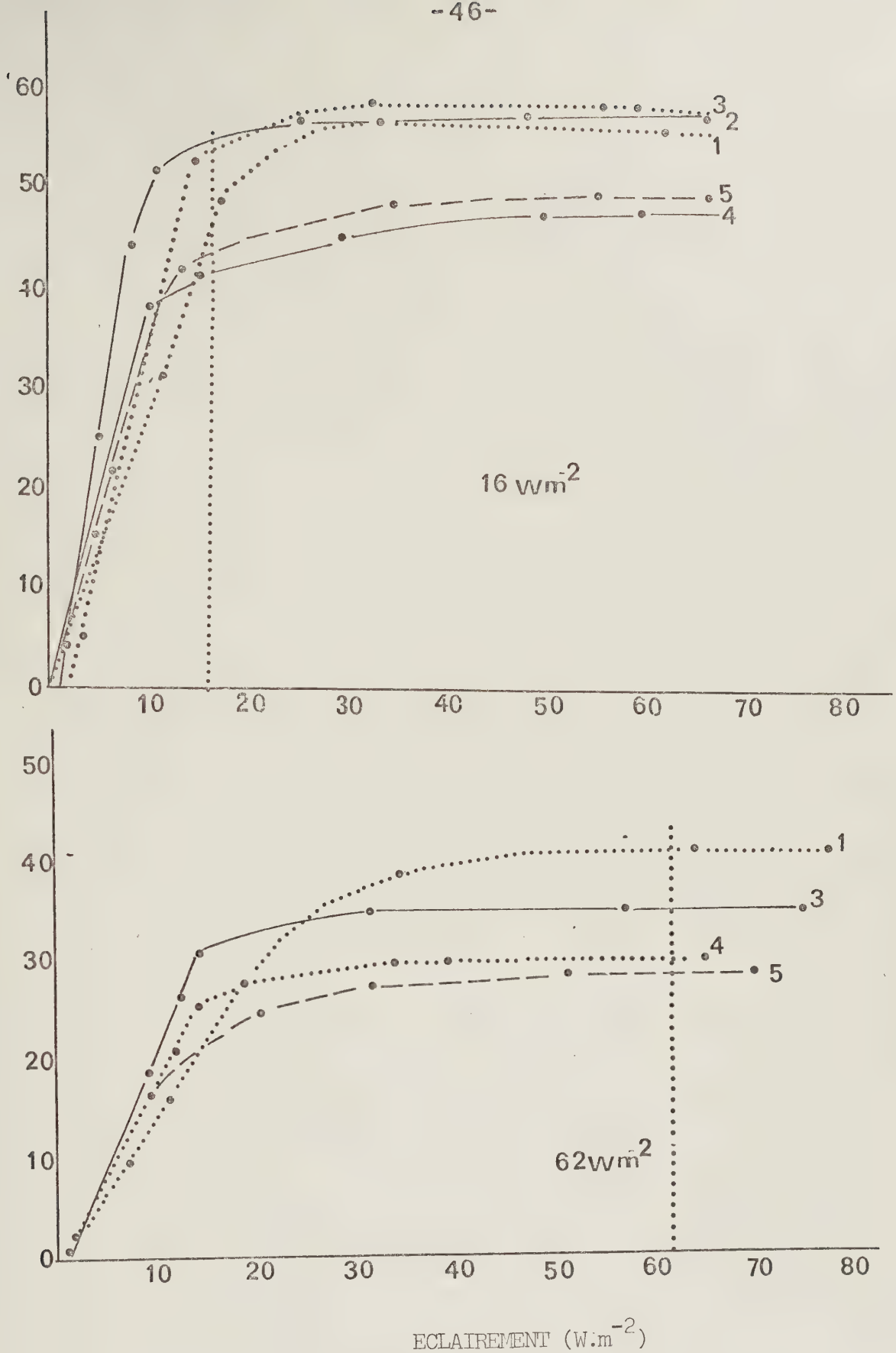



Fig. 13 Action des conditions d'éclairement pendant la croissance (16 et 62 $W.m^{-2}$). Chaque courbe correspond à la photosynthèse d'une feuille adulte. Ligne pointillée verticale éclairement reçu pendant la croissance. Ordre des prélèvements : 1 - 50ème jour d'expérience
2 - 53 " "
3 - 55 " "
4 - 60 " "
5 - 70 " "

avec les éclairements de croissance (écotype de lumière de *Solidago virgaurea, Rumex acetosa, Geum rivale,* BJÖRKMAN et HOLMGREN 1963, 1966).

Dans le cas des *Pteris* sous fort éclairement, il y a une diminution des pentes à l'origine (tableau 6), ce qui pourrait traduire une altération des systèmes photochimiques. Ce fait est à mettre en rapport avec la diminution des teneurs en chlorophylle observée en fort éclairement. On constate d'autre part que l'effet défavorable de la lumière forte sur la photosynthèse a tendance à s'accroître au cours du temps : l'assimilation nette, forte au premier prélèvement, diminue ensuite progressivement (fig. 14).

La comparaison des résistances à la diffusion du $CO_2$ (tableau 6) permet de constater que $r_m$ est de loin la plus importante et que $r_x$ reste la plus faible. Cependant, $r_s$ et $r_m$ sont presque deux fois plus élevés chez les plantes soumises à un fort éclairement ce qui fait apparaître une résistance totale plus forte. Si l'on examine la variation de $r_s$ en fonction de l'éclairement (fig. 15) on constate que l'ouverture photique maximale des stomates se produit pour des éclairements plus variables chez les plantes cultivées à faible éclairement.

L'éclairement de croissance modifie toutes les résistances, ce que montrent aussi les résultats de HOLMGREN (1968) chez les écotypes de *Solidago virgaurea* et de PRIOUL (1971) sur *Lolium multiflorum*. Cette évolution de toutes les résistances fait ressortir l'unité de réaction de l'ensemble de la feuille.

Ces résultats montrent que les feuilles de *Pteris cretica ouvrardii* élevés sous deux conditions différant seulement par

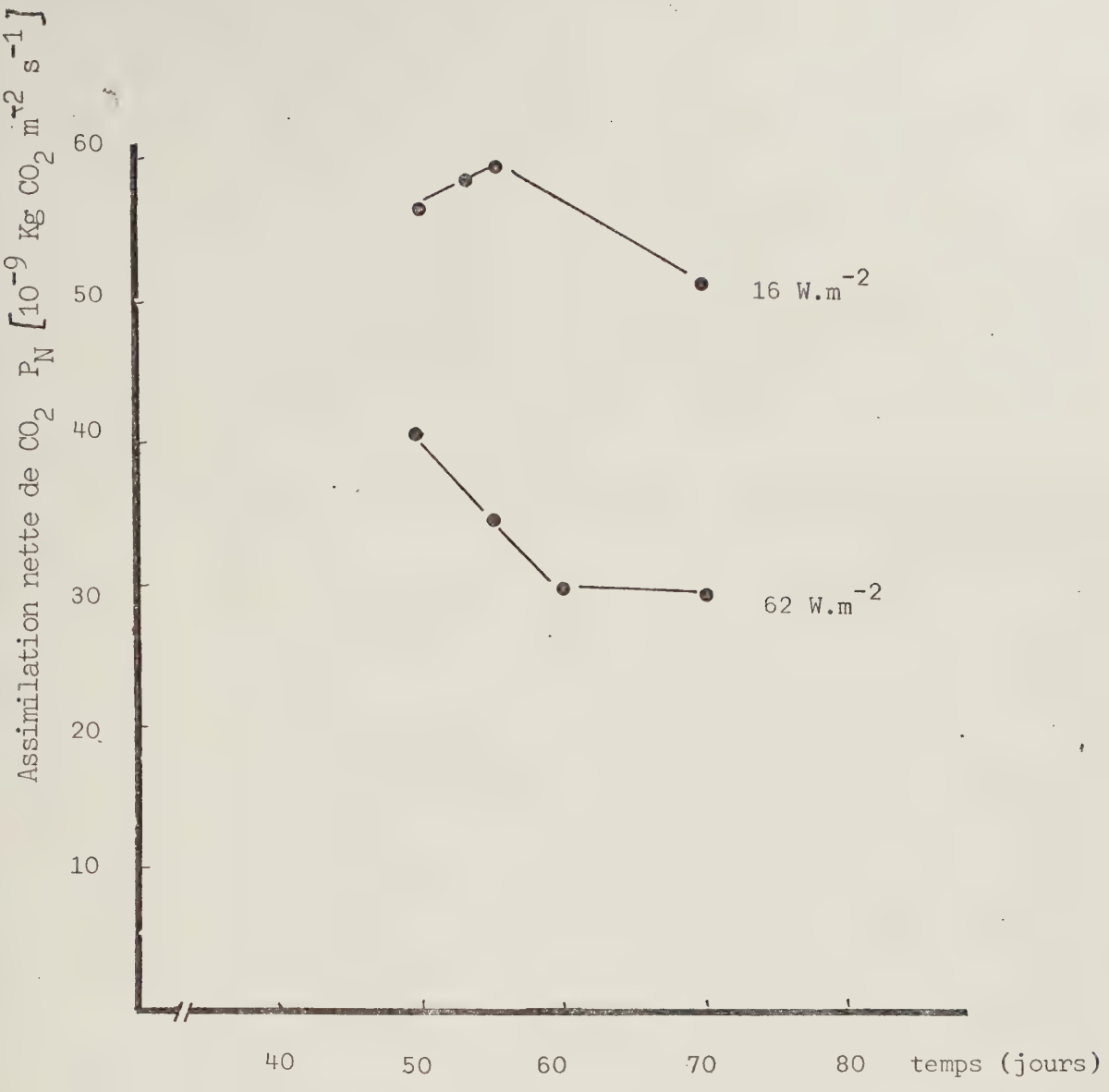
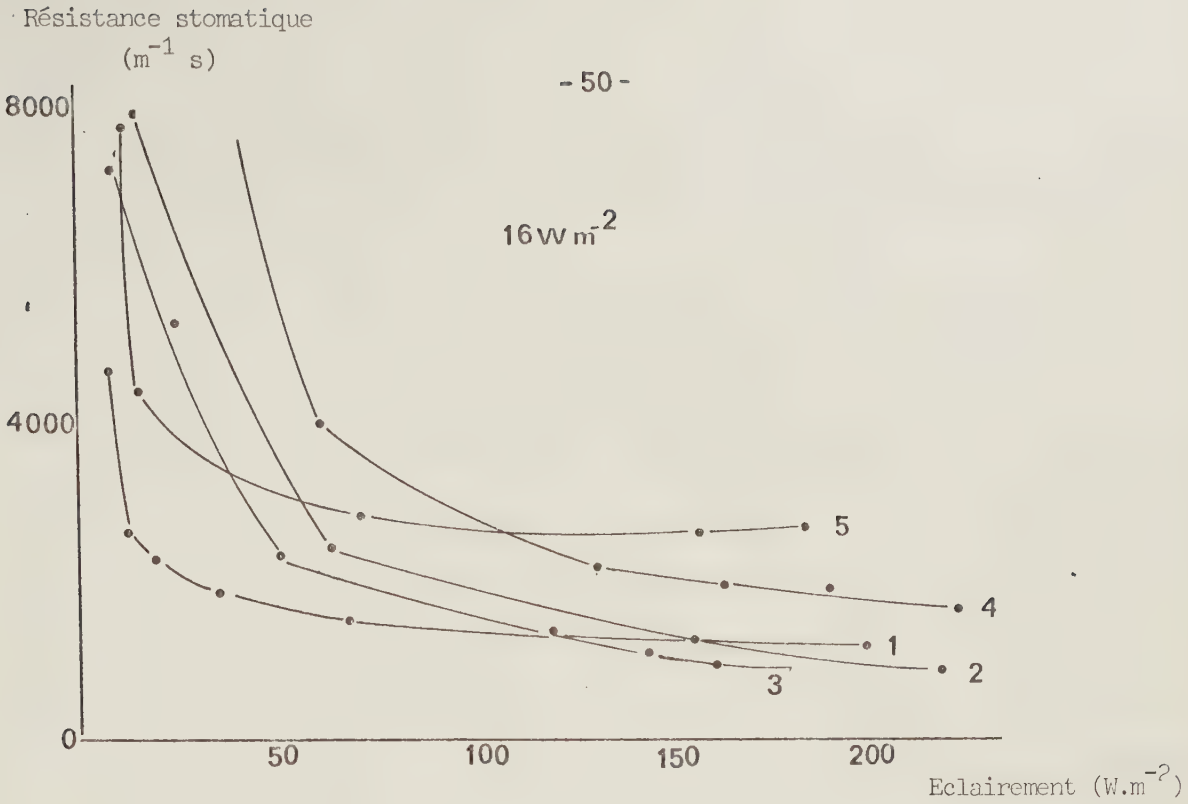



Fig. 14 Variations de l'assimilation nette maximale d'une feuille en fonction du temps de conditionnement sous éclairement faible (16 W.m$^{-2}$) ou fort (62 W.m$^{-2}$).

Tableau 6.

Assimilation nette maximale par unité de surface ($10^{-9}$ Kg $m^{-2}$ $s^{-1}$) pente à l'origine $\alpha\left[10^{-9}\ Kg\right]^{-1}$, résistance stomatique maximale ($r_s$) $m^{-1}s$, résistance dans le mésophylle ($r_m$) $m^{-1}s$, résistance à la carboxylation ($r_x$) $m^{-1}s$ en fonction du niveau d'éclairement pendant la croissance.

| Niveau d'éclairement pendant la croissance (les moyennes sont établies sur 5 courbes) | | |
|---|---|---|
| | 16 $W.m^{-2}$ | 62 $W.m^{-2}$ |
| a) assimilation nette maximale | 54,9 ± 6,5 | 34,1 ± 5,5 |
| b) pente à l'origine | 3,4 ± 1,1 | 2,1 ± 0,7 |
| c) résistance stomatique minimale | 1397,0 ± 711 | 2217,5 ± 770 |
| d) résistance dans le mésophylle | 7431,3 ± 3807 | 14969 ± 3662 |
| e) résistance à la carboxylation | 301 ± 266 | 1623,6 ± 1033 |



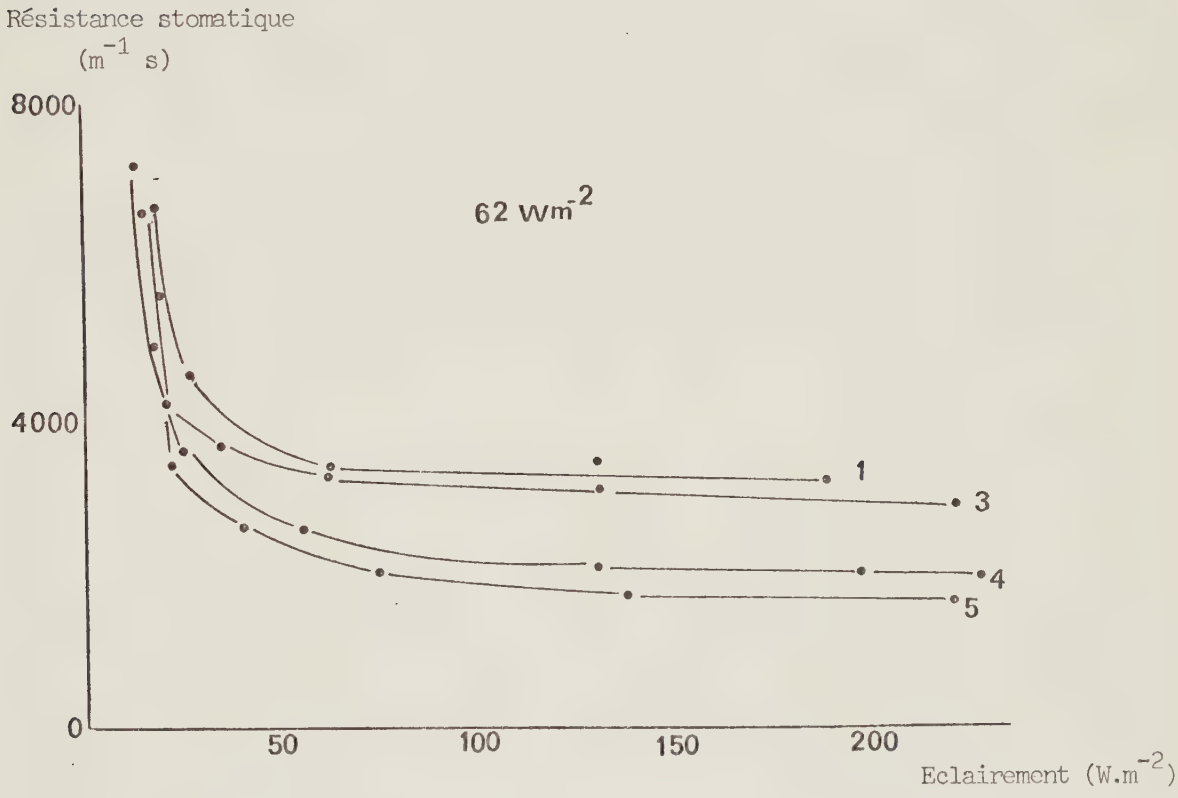




Fig. 15. Variation de la résistance stomatique (r) en fonction de l'éclairement pour chacune des courbes P = f (E) de la figure 13;

Ordre des prélèvements : 1 - 50ème jour de l'expérience
2 - 53 " " "
3 - 55 " " "
4 - 60 " " "
5 - 70 " " "

l'éclairement présentent des photosynthèses foliaires d'intensité différente : on peut donc dire que ces feuilles s'adaptent à l'éclairement.

Si l'on représente graphiquement les principaux paramètres des courbes P = f (E) en fonction de l'éclairement de croissance selon la méthode de PRIOUL et BOURDU (1973) (fig. 16), on voit que l'adaptation se caractérise par une diminution du plateau de saturation, de la pente à l'origine et de la photosynthèse sous l'éclairement de croissance quand l'éclairement croît. Les capacités d'ajustement s'annulent complètement en éclairement fort. En utilisant la classification proposée par BOURDU et PRIOUL 1974, on peut établir que le *Pteris* se classe dans le cas $C_3$. Nous sommes en présence d'une plante d'ombre typique qui, en conditions habituelles de croissance, est capable de tirer partie d'augmentations transitoires de lumière mais qui, maintenue constamment en lumière un peu forte, perd une grande partie de ses performances. Il y a donc adaptation à la lumière mais celle-ci prend un caractère défavorable.

B) Expérience en serres.

1) Croissance, développement et composition.

Les observations sont les suivantes : sous le plus faible éclairement (4 à 8 $W.m^{-2}$) les feuilles ont un aspect un peu fragile mais une couleur très verte sous l'éclairement fort (20 à 250 $W.m^{-2}$). Les jeunes feuilles jaunissent puis le jaunissement s'étend à toutes les feuilles (Pl. VII, fig. B). Elles épaississent et présentent

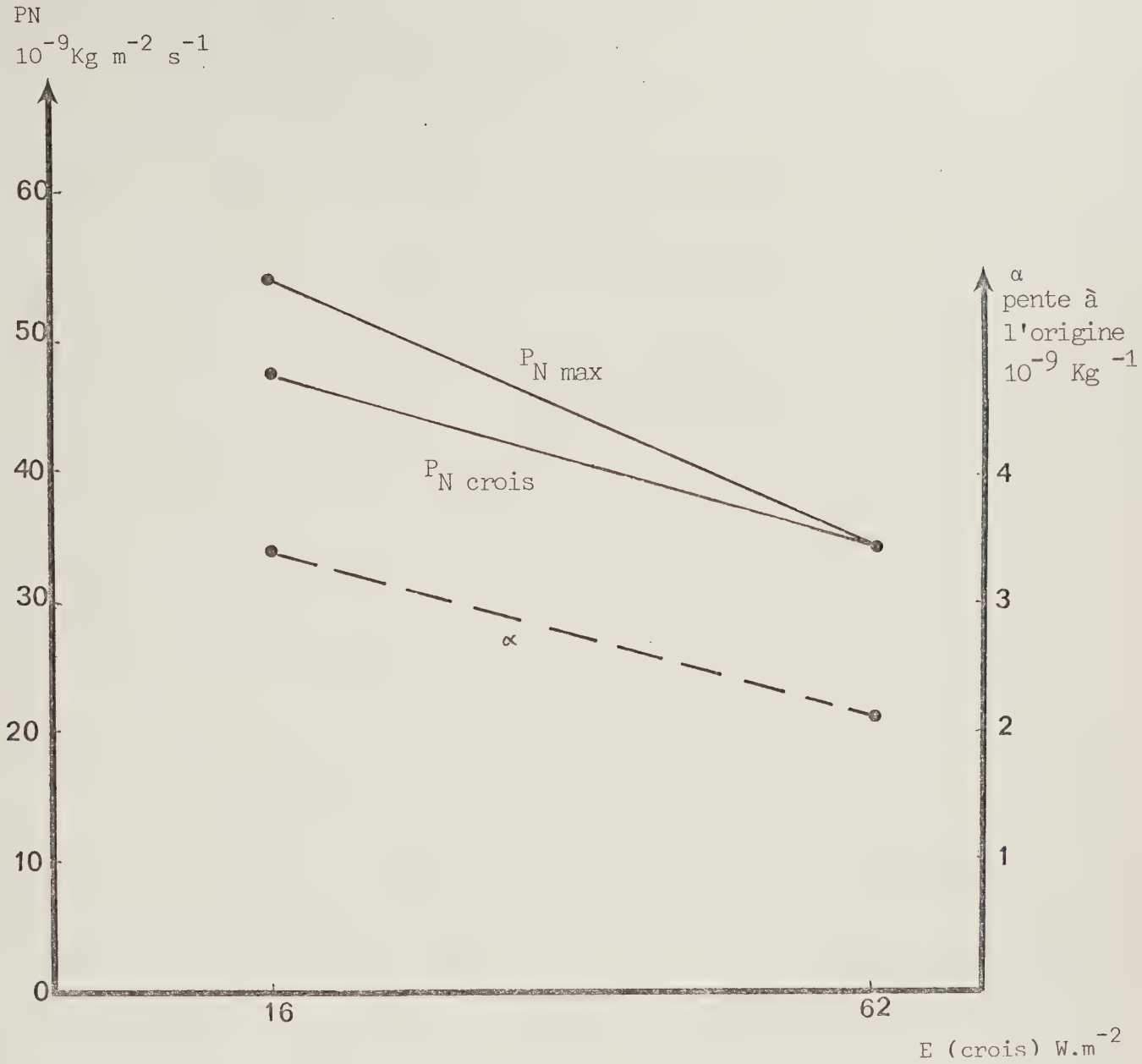



Fig. 16. Variation du plateau de saturation ($P_{N\ max}$), de la valeur de la photosynthèse pour un éclairement identique à celui imposé à la plante pendant la croissance ($P_{N\ crois}$) et pente à l'origine ($\alpha$) en fonction du niveau d'éclairement pendant la croissance (E crois).

une sporulation très précoce.

Dans les tableaux 7 et 8 sont indiquées quelques caractéristiques de l'appareil photosynthétique.

Tableau 7. Variations des teneurs en eau des feuilles (âgées de 70 jours).

| éclairement | teneur en eau en % de P.M.S. |
|---|---|
| 4 à 8 $W.m^{-2}$ | 427 |
| 20 à 32 $W.m^{-2}$ | 396 |
| 20 à 250 $W.m^{-2}$ | 239 |

Tableau 8. Variations des critères de croissance des feuilles (âgées de 70 jours, moyenne de 10 feuilles).

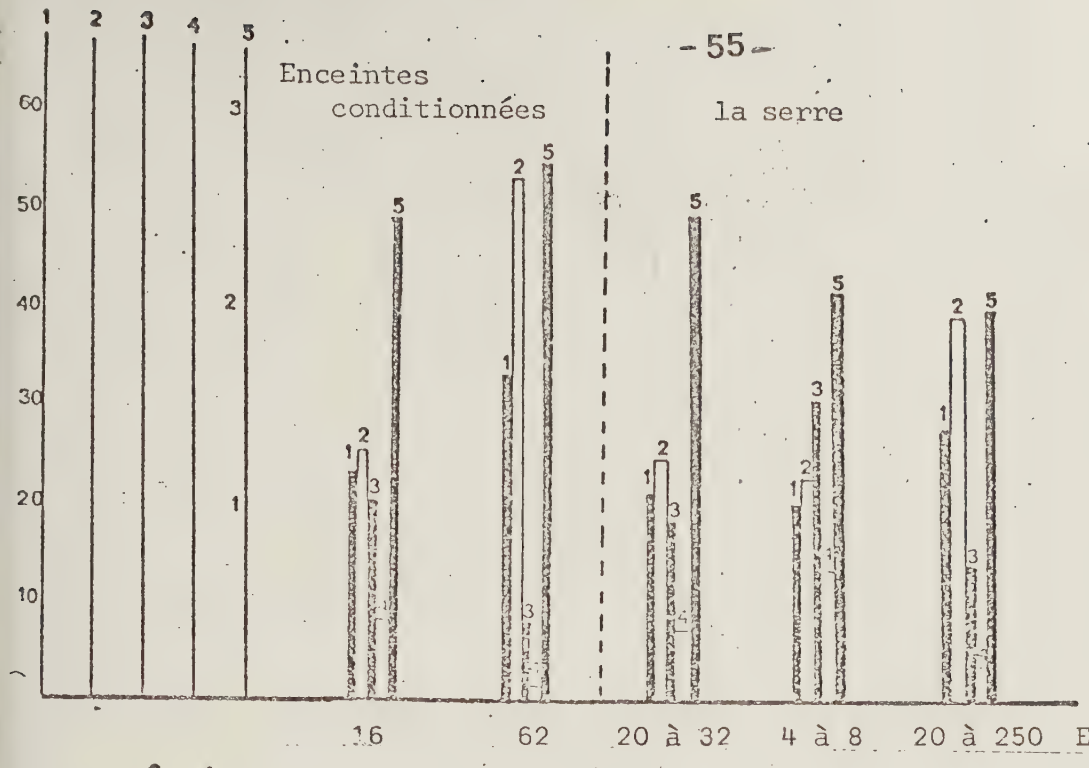
| éclairement | P.M.S. mg/feuille | surface $cm^2$/feuille | teneur en chlorophylle µg $cm^2$ | µg/mg PMS |
|---|---|---|---|---|
| 4 à 8 $W.m^{-2}$ | 284,8 | 154,2 | 32,7 | 17,7 |
| 20 à 32 $W.m^{-2}$ | 396,1 | 140,2 | 18,1 | 6,4 |
| 20 à 250 $W.m^{-2}$ | 355,9 | 96,3 | 13,9 | 3,7 |

Comme le montre la figure 17, ces résultats sont cohérents avec ceux obtenus dans l'enceinte contrôlée. En effet, la surface foliaire est plus grande sous le plus faible éclairement (pl. XIV), le poids de matière sèche est plus grand sous un éclairement fort.

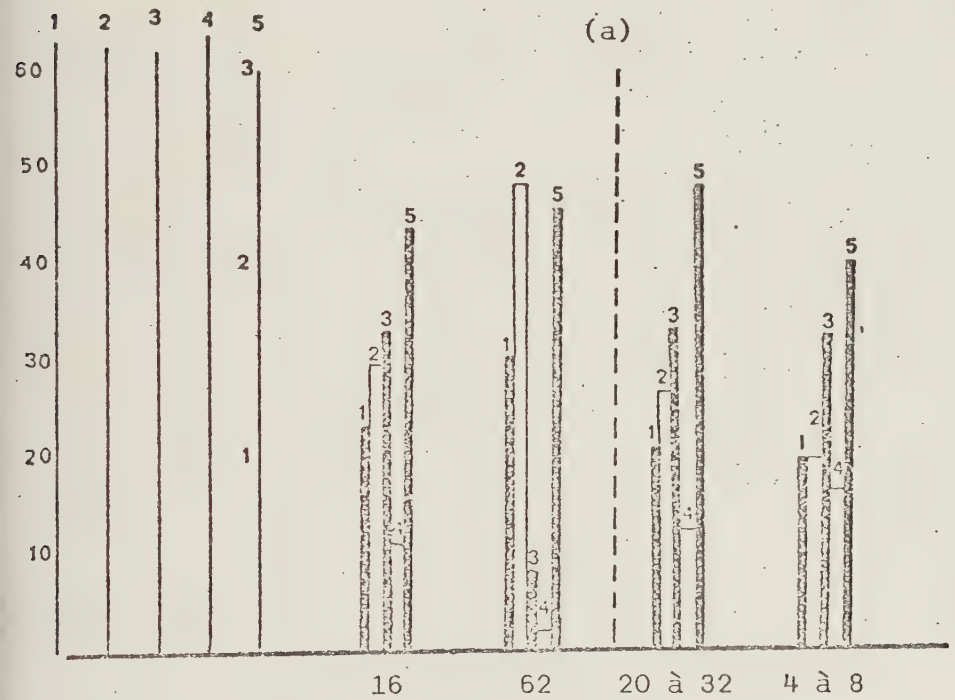
Il est intéressant de remarquer que, malgré des conditions de culture différentes, les plantes poussées sous l'éclairement de 16 $W.m^{-2}$ au laboratoire et 20 à 32 $W.m^{-2}$ à la serre ont des croissances et comportements très semblables ; par contre, lorsque l'éclairement varie, la croissance est nettement modifiée. Les grandeurs mesurées sous des éclairements de 4 à 8 $W.m^{-2}$ et plus de 50 $W.m^{-2}$ à la serre sont dans un rapport 2.

L'éclairement semble donc être un facteur essentiel lors de la croissance de la plante. Tous les résultats présentés jusqu'à présent correspondent à des feuilles formées dans les conditions normales de croissance, puis déplacées très jeunes dans les conditions expérimentales. Quand les feuilles sont formées et édifiées entièrement dans nos conditions d'expérience (plantes défoliées au moment du transfert) elles présentent un aspect très différent. Sous éclairement fort, en serre ou en enceinte contrôlée, les feuilles sont comparables à celles des plantes témoins : très vertes, de surface foliaire analogue à celle des témoins. Par contre, leur densité de matière sèche est plus élevée que celle des témoins (4165 $mg/cm^2$ en éclairement fort et 2182 $mg/cm^2$ chez les témoins.

Nos travaux sur ces plantes sont en cours. Les activités photosynthétiques présentent aussi des différences intéressantes




(a)




(b)

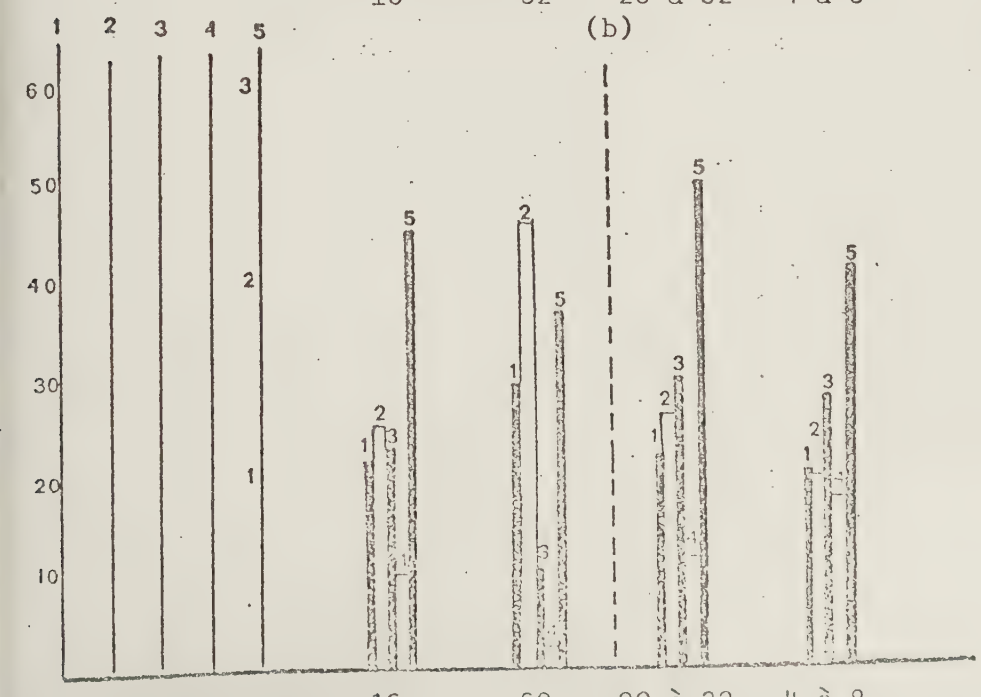



Fig. 17

Evolution des paramètres de croissance en fonction du temps d'expérience.

a = 40ème jour

b = 80ème jour

c = 120ème jour

1) = % M.S.

2) = PMS U.S. ($\mu g\ mm^2$)

3) = chlorophylle ($\mu g\ cm^2$)

4) = chlorophylle ($\mu g$, mg PMS)

5) = rapport a/b

et nous incitent à effectuer des mesures de croissance plus complètes et étudier le comportement infrastructural de ces plantes.

2) Structure et infrastructure des plantes cultivées en serre.

Nous comparerons les résultats obtenus sous ombrage (4 à 8 $W.m^{-2}$) à ceux déjà décrits pour le témoin (paragraphe I.B).

Dans ces conditions d'éclairement on trouve des résultats tout à fait comparables à ceux du témoin sauf une légère diminution de l'épaisseur du limbe à très faible éclairement (135 µ) contre (220 µ) pour le témoin.

L'étude infrastructurale de ces tissus ne révèle pas non plus de différence remarquable. Les cellules sont largement vacuolisées, le cytoplasme étant surtout concentré dans la zone périphérique. Les mitochondries et les autres organites tels que peroxysomes sont abondants.

L'infrastructure des chloroplastes est voisine de celle décrite dans le premier chapître, cependant les granums sont plus épais (empilement de 40 à 50 disques) (planche XV) ; les granules osmiophiles et les grains d'amidon sont moins abondants. En particulier, on ne voit plus de chloroplastes envahis par des gros grains d'amidon.

L'augmentation des empilements granaires conduit à un réseau granaire et intergranaire très dense voisin de celui observé par BJÖRKMAN *et al.* (1972) sur *Lycopsia macrorrhiza*, plante d'ombre des forêts tropicales où l'éclairement au sol ne dépasse pas quelque $W.m^{-2}$.

3) Photosynthèse.

1. Conditions hivernales.

L'examen des courbes (fig. 18 et 19) obtenues permet de voir très nettement que plus l'éclairement de croissance diminue, plus le plateau de saturation et la pente à l'origine augmentent, ce qui va exactement dans le même sens que nos résultats dans les enceintes conditionnées (tableau 9).

L'effet favorable du faible éclairement se traduit par une augmentation de la photosynthèse au cours du temps. Les assimilations nettes sont en effet plus faibles dans le premier prélèvement. Pour les résistances une légère diminution de $r_m$ et de $r_s$. Toutefois $r_x$ a augmenté trois fois chez les plantes soumises à un faible éclairement mais cette augmentation est négligeable devant la valeur de $r_m$.

2. Conditions printanières.

Les résultats obtenus pour les mêmes plantes cultivées dans la serre et soumises à l'éclairement plus fort, 20 à 250 $W.m^{-2}$ (fig. 18c, 19c) vont dans le même sens que ceux observés dans les enceintes conditionnées, c'est-à-dire une forte diminution du plateau de saturation et des pentes à l'origine. Les effets obtenus sont plus prononcés car les éclairements atteints sont plus forts (tableau 9).

C) Cas particulier des plantes dites "défoliées".

La description du comportement des plantes en éclairement fort doit être complétée par une observation qui a été faite tardivement et qui n'a malheureusement pas pu être approfondie.

Tableau 9.

Assimilation nette maximale par unité de surface ($10^{-9}$ Kg $m^{-2}$ $s^{-1}$) pente à l'origine $\alpha\left[10^{-9}\ Kg\right]^{-1}$, résistance stomatique minimale ($r_s$) ($m^{-1}s$), résistance dans le mésophylle ($r_m$) ($m^{-1}s$), résistance à la carboxylation ($r_c$) ($m^{-1}s$) en fonction du niveau d'éclairement pendant la croissance (les moyennes sont établies sur 4 courbes).

| | Niveau d'éclairement pendant la croissance | |
|---|---|---|
| | 20 à 32 W.m$^{-2}$ | 4 à 8 W.m$^{-2}$ |
| a) assimilation nette maximale | 52,1 ± 8,8 | 76,8 ± 10,1 |
| b) pente à l'origine | 3,5 ± 0,6 | 4,8 ± 1,3 |
| c) résistance stomatique minimale | 1767 ± 235,7 | 1311,5 ± 579,3 |
| d) résistance dans le mésophylle | 8168,3 ± 2005,9 | 6154 ± 791,5 |
| e) résistance à la carboxylation | 141 ± 142 | 481 |

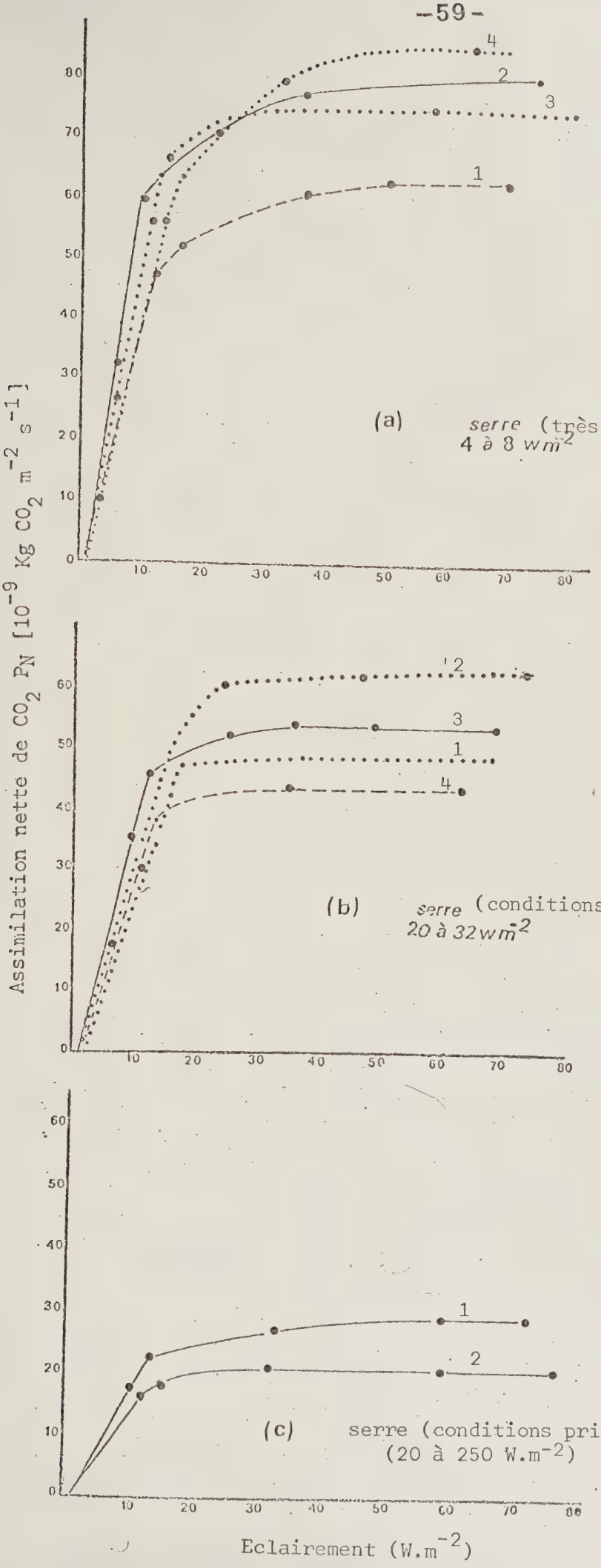



Fig. 18.

Action de condition d'éclairement pendant la croissance. Chaque courbe correspond à la photosynthèse d'une feuille adulte.

Ordre de prélèvement :

1 - 40ème jour d'expérience
2 - 50ème " "
3 - 60ème " "
4 - 70ème " "

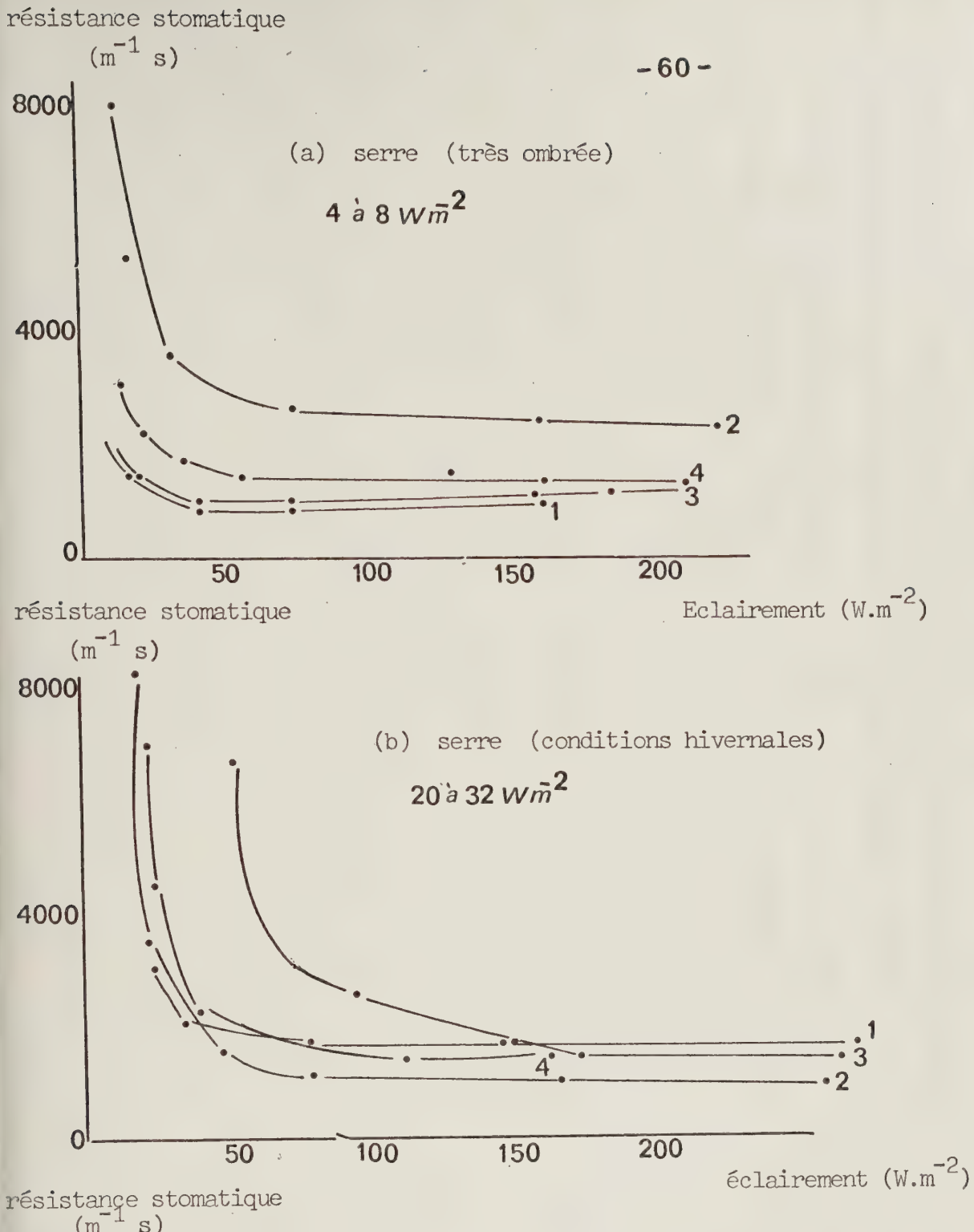



Fig. 19.

Variation de la résistance stomatique ($r_s$) en fonction d'éclairement pour chacune des courbes P = f (E) de la fig. 16

Il s'avère, en effet, que chez la plante dont toutes les feuilles ont été coupées ("défoliées") avant le passage en éclairement fort, il apparaît au bout de plusieurs mois des feuilles d'allure assez proche de celle du témoin du point de vue forme et couleur. L'analyse des courbes P = f (E) de trois de ces feuilles (fig. 20b et tableau 10) montre un plateau de saturation et une pente à l'origine très élevés (5 fois inférieurs à ceux des feuilles préexistantes dans la même condition et 2 fois à celle du témoin).

Si l'on compare les performances de ces feuilles à celles des feuilles préexistantes et soumises aux mêmes conditions (fig. 21, tableau 10), on constate que $r_s$ diminue de trois fois et $r_m$, tout en restant la plus grande résistance, diminue de six fois.

Tableau 10.

Comparaison entre des plantes défoliées et des plantes non coupées dans la même condition d'éclairement. (les moyennes sont établies sur 3 courbes).

| | Serre 20 à 250 $W.m^{-2}$ plantes défoliées | Serre 20 à 250 $W.m^{-2}$ feuilles existantes |
|---|---|---|
| a) assimilation nette maximale | 138,7 ± 25,9 | 29,3 ± 91,8 |
| b) pente à l'origine | 6,3 ± 1,4 | 1,5 ± 2 |
| c) résistance stomatique minimale | 555 ± 1129,6 | 1769 ± 463,5 |
| d) résistance dans le mésophylle | 3875 ± 2313,1 | 24250 ± 62230 |
| d) résistance à la carboxylation | 428 ± 833,8 | 1688 ± 16230,6 |

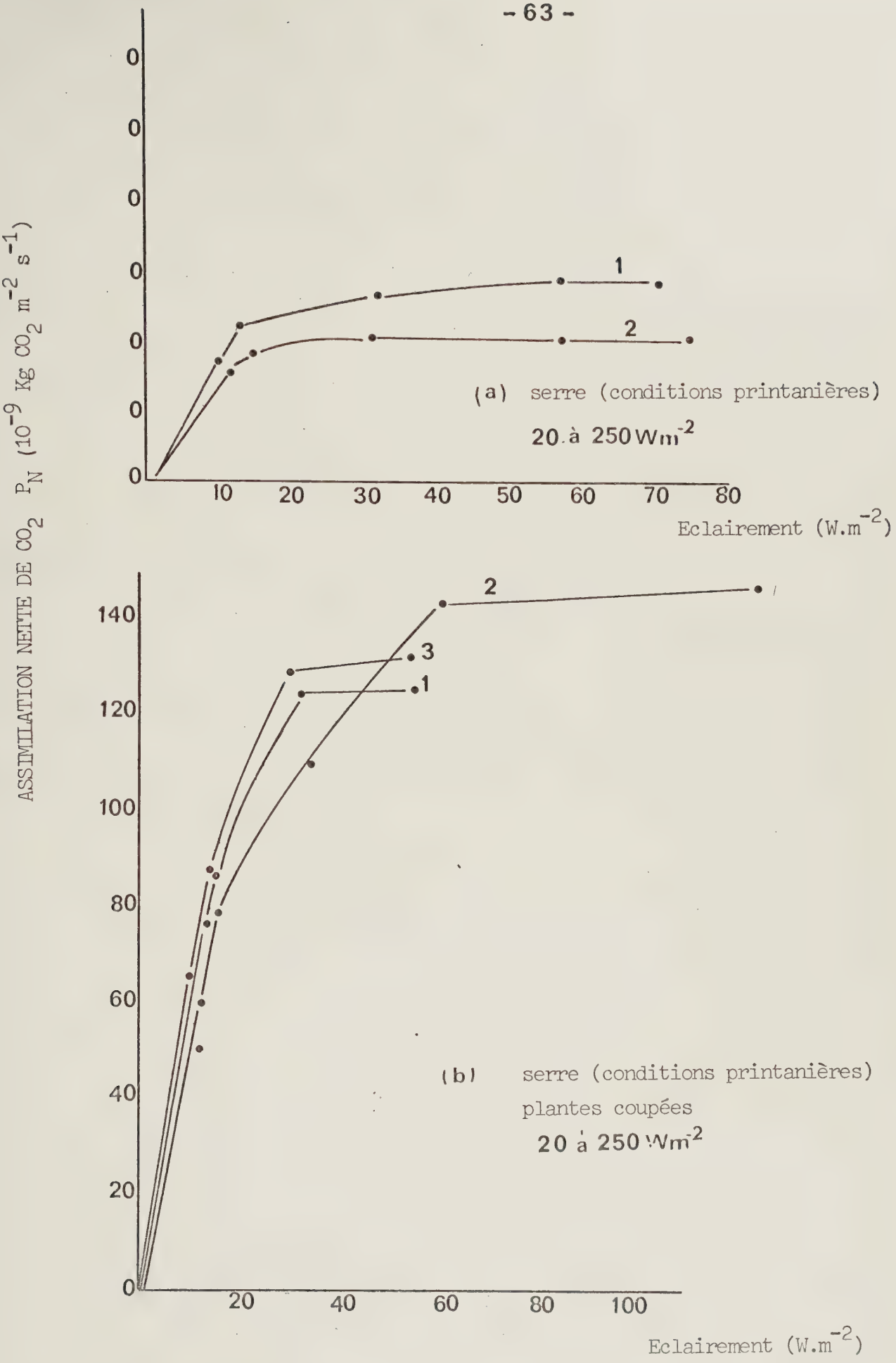
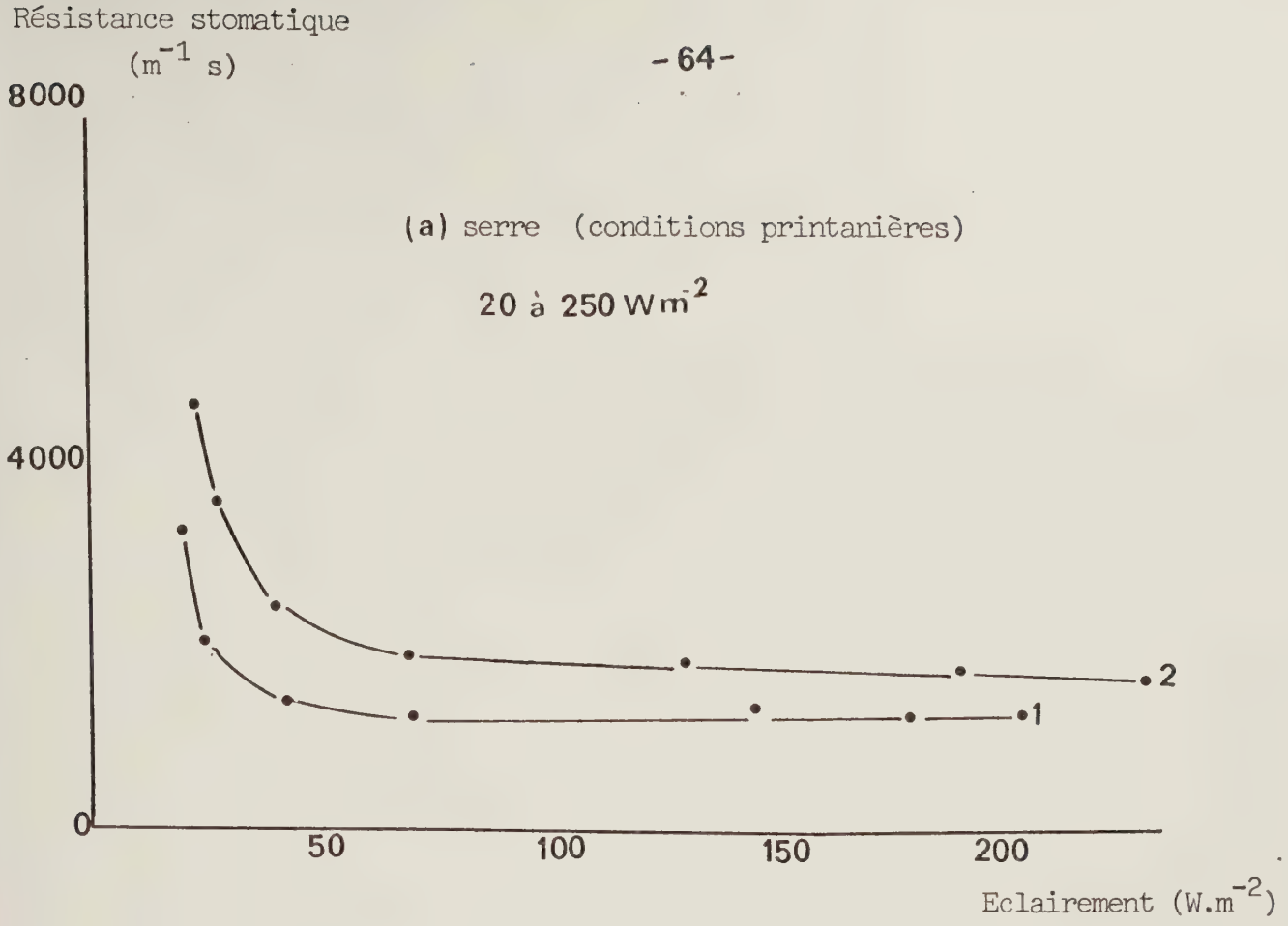



Fig. 20. Comparaison de $P_N$ des feuilles préexistantes au moment du transfert avec des feuilles édifiées sous la même condition d'éclairement.



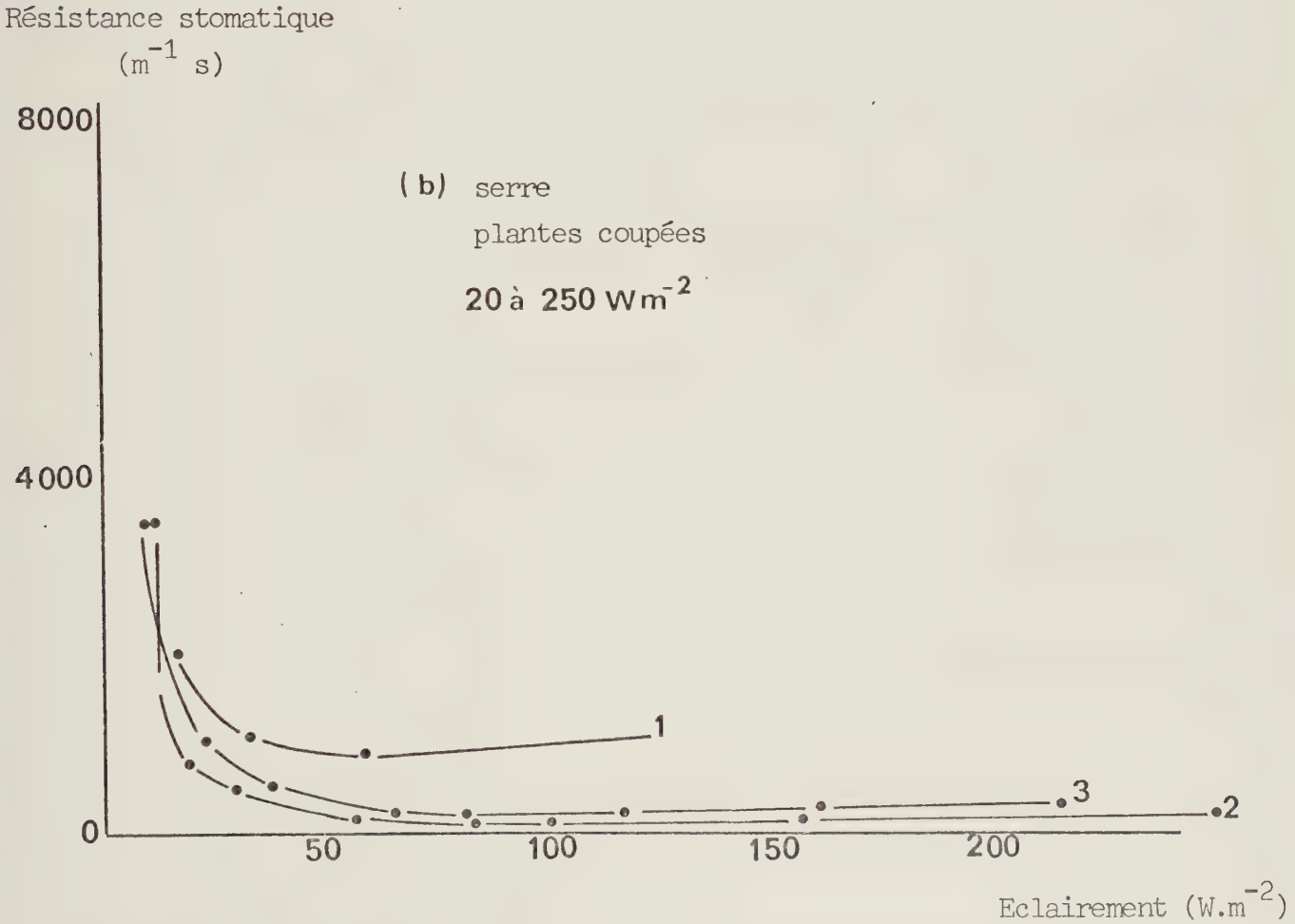




Fig. 21. Variation de la résistance stomatique ($r_s$) en fonction d'éclairement pour chacune des courbes P = f (E) de la figure 18.

# DISCUSSION ET CONCLUSION

Les résultats présentés dans ce travail nous ont permis d'abord de décrire la croissance, la structure, l'infrastructure et l'appareil photosynthétique de *Pteris cretica ouvrardii*, plante assez peu connue du point de vue fondamental mais largement utilisée en culture horticole comme plante ornementale. La croissance de cette plante est très lente : le point de la courbe qui marque la fin de la croissance de type exponentiel se situe entre le 60ème et 75ème jour.

Les feuilles ont une faible teneur en eau et la teneur en chlorophylle est assez faible par rapport à d'autres plantes cultivées sous ombrage (MOUSSEAU 1969, PRIOUL 1971). La densité de matière sèche est très élevée. La structure foliaire ne présente pas de caractères particuliers, mais l'ultrastructure est assez originale.

Les cellules sont très riches en chloroplastes et autres organites tels que mitochondries et peroxysomes.

Les chloroplastes possèdent des granums bien individualisés, formés par empilements réguliers de très nombreux thylakoïdes granaires et intergranaires. Le stroma très dense est riche en grains d'amidon et globules osmiophiles ce qui donne aux chloroplastes un aspect très chargé.

En ce qui concerne l'activité photosynthétique, on obtient des courbes analogues à celles de plantes d'ombre, c'est-à-dire un point de compensation lumineux très bas (1-2 $W.m^{-2}$) et un

plateau de saturation rapidement atteint (20 $W.m^{-2}$). Par contre, la pente à l'origine (= rendement quantique apparent) est très moyenne. Ces réactions sont à l'opposé de celles qu'on observe chez les plantes de lumière typique.

Dans une deuxième partie, nous avons envisagé les problèmes d'adaptation à la lumière (les rapports entre structures photosynthétiques et leur fonction).

Quand on augmente le niveau de lumière pendant la croissance, on observe non seulement un ralentissement général de la croissance mais aussi une modification de la morphologie et de la composition des feuilles : la surface foliaire et les teneurs en chlorophylles diminuent très sensiblement et un jaunissement des feuilles apparaît. L'infrastructure des feuilles cultivées sous fort éclairement présente une organisation fort différente.

On observe une forte réduction des systèmes granaires et intergranaires et un enrichissement en amidon plus particulièrement marqué dans les couches de cellules situées sous l'épiderme supérieur.

Des modifications ultrastructurales de même ordre sous l'influence d'agressions lumineuses ont été signalées par JAGELS (1970) chez *Selaginella*, TAYLOR et CRAIG (1971) chez *Sorghum* et *Paspalum*. Dans ce cas l'évolution ultérieure conduit à une inactivation puis une destruction de l'appareil photosynthétique. Des modifications d'ultrastructure, stables au cours du temps ont aussi été observées par certains auteurs : BALLANTINE et

FORDE (1970) travaillant sur du Soja cultivé à des températures et des éclairements différents (220-90 $W.m^{-2}$, 27,5-22,5°C et 20-12,5°C) ont remarqué qu'indépendamment de la température, le fort éclairement réduit très fortement les empilements granaires. Plus récemment, le travail de PRIOUL (1973) chez le *Lolium multiflorum* confirme ces observations et montre en outre que les modifications ne sont pas linéaires en fonction de l'éclairement. Les résultats obtenus chez *Pteris cretica ouvrardii* vont dans le même sens, mais l'amplitude des variations est plus grande : on passe de plus de 50 thylakoïdes granaires sous faible éclairement à 1 ou 2 sous l'éclairement fort.

Quelle est la signification de cette souplesse au niveau du système membranaire ? L'accroissement, en éclairements très faibles, du système lamellaire et en particulier du nombre d'empilements paraît avoir une valeur très générale puisqu'on le trouve dans de nombreuses espèces très éloignées aussi bien du point de vue systématique qu'habitat. GOODCHILD *et al.* (1972) ont trouvé dans les chloroplastes d'*Alocasia macrorrhiza* (1972) des granums très épais formés de l'empilement de plus de 100 thylakoïdes.

De même, SKENE (1974) a remarqué des faits assez analogues sur les pommiers cultivés sous ombrage. Il faut certainement leur attribuer une valeur adaptative, l'augmentation des densités membranaires favorisent l'efficacité de capture et d'utilisation de la lumière.

Contrairement aux plantes de lumière, les chloroplastes au contenu lamellaire le plus important sont associés aux feuilles les plus riches en chlorophylles. La réduction drastique du système lamellaire en éclairement fort chez *Pteris* paraît liée à la destruction des systèmes pigmentaires et doit s'interpréter comme le résultat d'une agression lumineuse plutôt que d'une adaptation.

Un fait nouveau qui n'apparaît pas dans les travaux antérieurs est la présence des trois types de chloroplastes caractérisés par une teneur en amidon différente et localisés de façon bien distincte dans le mésophylle. Contrairement aux plantes $C_4$, DOWNTON et TREGUNNA (1968) ou aux crassulacées, SARDA *et al.* (1975), la teneur en amidon présente un gradient dorsi-ventral. L'augmentation de l'éclairement provoque un accroissement de leur teneur en amidon dans la couche proche de l'épiderme supérieur. Cet enrichissement est associé à une perte en chlorophylle. A quoi attribuer cette capacité de synthèse de l'amidon intrachloroplastique ?

Des accumulations importantes d'amidon apparaissent chaque fois que les plantes se trouvent en condition défavorable : carence en azote (PORTER (1962) ; BOURDU *et al.* (1965), maladie virale (WEINTRAUB et RAGETLI (1964)) etc...

Dans le cas présent, on peut penser que l'accumulation d'amidon est dûe au fait que la lumière inactive partiellement les voies biosynthétiques ce qui aboutit au stockage de chaines carbonées inutilisées sous forme d'amidon. C'est seulement pour des éclairements extrêmement faibles (4 à 8 $W.m^{-2}$) où l'énergie lumineuse devient le facteur limitant que l'amidon disparaît presque complètement.

Le tableau des propriétés adaptatives du *Pteris* doit être complété par l'analyse des réponses photosynthétiques quand cette fougère est soumise pendant une longue période à un éclairement saturant pour la photosynthèse (62 $W.m^{-2}$). On observe une altération profonde des courbes de réponse photosynthèse-éclairement sur les feuilles déjà existantes, réduction du plateau et des pentes à l'origine au fur et à mesure que la durée d'exposition se prolonge.

Corrélativement, les capacités d'ajustement s'annulent complètement.

Ce type de comportement s'analyse comme une réponse à une agression lumineuse et peut se comparer à celui observé par BJÖRKMAN et HOLMGREN (1963) chez les écotypes d'ombre de *Solidago virgaurea*. Si au bout d'un certain temps on replace les plantes en éclairement faible, une récupération partielle d'un phénotype normal s'observe sur les feuilles les plus jeunes.

Par contre, les feuilles dont l'ontogénie s'est déroulée entièrement en éclairement fort (plantes défoliées au moment du transfert) sont capables de développer un phénotype stable et adapté favorablement aux conditions nouvelles d'éclairement : leur activité photosynthétique (plateau de saturation et rendement quantique différent) est très forte.

On voit donc que chez le *Pteris*, la réponse adaptative est complexe et dépend étroitement de l'âge des feuilles. Les feuilles partiellement ou totalement différenciées sous un éclairement faible se comportent très différemment de celles qui ne le sont pas. Cette distinction particulièrement nette des

phénomènes est facilitée dans le cas présent par la grande lenteur de la croissance foliaire. Une autre caractéristique intéressante de la courbe de réponse photosynthèse-éclairement de cette fougère est qu'à saturation lumineuse, la photosynthèse n'est pas stable mais tend à dériver continuellement. Ce phénomène n'est pas attribuable à des variations de résistances stomatiques, il provient de modifications au niveau intracellulaire et peut s'interpréter par une inactivation de type photochimique, comme dans le cas des irradiations de longue durée, il n'a pas été élucidé et devra faire l'objet de développements ultérieurs.

Du point de vue de la pratique culturale, si l'on veut obtenir une production régulière de qualité tout au long de l'année, il faut pratiquer un ombrage précoce dès les premiers rayons de soleil printanier.

Cet ombrage doit être considérable (au moins 75 % de l'éclairement normal). Un coup de soleil de courte durée (de l'ordre de la journée) n'a qu'un faible effet perturbateur.

Si on ne veut pas avoir une croissance très lente, il faut, surtout en hiver, prendre garde à ce que l'éclairement ne soit pas trop faible.

Toutefois le stockage transitoire en lumière très réduite n'a que peu de conséquences défavorables.

Pour avoir de bons résultats, il faut donc adopter un compromis dans le choix du niveau lumineux de façon à avoir une croissance suffisante sans altérations des teneurs en chlorophylles qui représente un caractère qualitatif très important.

## BIBLIOGRAPHIE

BALLANTINE, J.E.M., FORDE, B.J. : The effect of light intensity and temperature on plant growth and chloroplast ultrastructure in Soybean. Amer. J. Bot. *57*: 1150-1159, 1970.

BJÖRKMAN, O., HOLMGREN, P. : Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. Physiol. Plant. *16* : 889-914, 1963.

BJÖRKMAN, O., HOLMGREN, P. : Photosynthetic adaptability to light intensity in plants native to shaded and exposed habitats. Physiol. Plant. *19* : 854-859, 1966.

BOARDMAN, N.K., ANDERSON, J.M., THORNE, S.W., BJÖRKMAN, O. : Photochemical reaction of chloroplasts and components of the photosynthetic electron transport chain in two rainforest species. Carnegie Inst. Year book *71* : 107-114, 1972.

BOURDU, R., CHAMPIGNY, M.L., LEFORT, M., REMY, R. et MOYSE, A. : I. Croissance et activité photosynthétique des feuilles. Physiol. vég. *3* (3) : 305-327, 1965.

BOURDEAU, P.F., LAVERICK, M.L. : Tolerance and photosynthetic adaptability to light intensity in white pine, red pine, ailanthus and hemlock seedlings. Forest Sci., *4* : 196-207, 1958.

BOURDU, R., PRIOUL, J.L. : Réponses photosynthétiques de type adaptatif aux climats lumineux de croissance : étude théorique, applications et diagnostic précoce. Physiol. vég. *12* (1) : 35-51, 1974.

BRUINSMA, J.: The quantitative analysis of chlorophylls a and b in plant extracts. Photochem. PHotobiol., *2* : 220-228, 1963.

BIERHUIZEN, S., SLATYER, R.O. : An apparatus for continuous and simultaneous measurement of photosynthesis and transpiration under controlled environmental conditions. C.S.I.R.O. Austr. Div. Land Res. Reg. sur. tech. Pap. *24* : 1-16, 1964.

CHARTIER, P. : Assimilation nette d'une culture courante. II. La réponse de l'unité de surface de feuille. Ann. physiol. vég. *11* : 221-263, 1969.

CHARTIER, P., CHARTIER, M., ČATSKÝ, J. : Resistance for carbon dioxide diffusion and for carboxylation as factors in bean leaf photosynthesis. Photosynthetica *4* : 48-57, 1970.

COMBES, R. : Détermination des intensités lumineuses optima pour les végétaux aux divers stades du développement. Ann. Sci. Nat. S. *9* , 2, 75-254, 1910.

COMBES, R. : "La forme des végétaux et le milieu". A. Colin, Paris, 1946.

COWAN, I.R., MILTHORPE, F.L. : Physiological responses in relation to the environment within the plant cover. In : ECKARDT, F.E. (ed) : Functioning of Terestorial Ecosystems at the primary production level. p. 107-130. UNESCO, Paris, 1968.

DOWNTON, W.J.S., TREGUNNA, E.B. : Carbon dioxide compensation : its relation to photosynthetic carboxylation reaction systematics of the gramineae and leaf anatomy. Can. J. Bot., *46* : 207-217, 1968.

FRIEND, D.J.C. : Adaptation and adjustment of photosynthetic characteristics of gametophytes and sporophytes of hawaiian tree-fern (*Cibotium glaucum*) grown at different irradiances. Photosynthetica *9* : 157-164, 1975.

GAASTRA, P. : Photosynthesis of corp plants as influenced by light carbon dioxide temperature and stomatal diffusion resistance. Meded. Landbouwhogesch. (Wageningen) *59* (13) : 1-68, 1959.

GLAUERT, A.M., GLAUERT, R.H. : Araldite as an embedding medium for electron microscopy. J. Biophys. Biochem. Cytol., *4* : 191-194, 1958.

GOODCHILD, D.J., BJÖRKMAN, O., PYLIOTIS, N.A. : Chloroplast ultrastructure, leaf anatomy, and content of chlorophyll and soluble protein in rainforest species. Carnegie Inst. Year Book *71* : 102-107, 1972.

HARIRI, M. : Amélioration de la résistance au déssèchement de quelques fougères ornementales. Rapport D.E.A. (Faculté des Sciences, Orsay). 1975.

HODGE, A.Y., McLEAN, J.D., MERCER, F.V. : Ultrastructure of the lamellae and grana in the chloroplast of *Zea mays L.* J. Biophys. Biochem. Cytol., *1* : 605-614, 1955.

HOLMGREN, P. : Leaf factors affecting light saturated photosynthesis in ecotypes of *Solidago virgaurea* form exposed and shaded habitats. Physiol. Plant. *21* : 676-698, 1968.

JAGELS, R. : Photosynthetic apparatus in *Selaginella*. II. Changes in plastid ultrastructure and pigment content under light and temperature regime. Can. J. Bot. *48* : 1853-1860, 1970.

LEMEE, G. : Recherche sur l'économie de l'eau des formes d'ombre et de lumière du *Teucrium scorodonia* L. Rev. Gen. Bot. *54* : 105-107, 1947.

LICHTENTHALER, H.K., PEVELING, E. : Plastoglobuli in different types of plastids from *Allium Cepa L.* Planta, *72* : 1-13, 1967.

MACKINNEY, G. : Absorption of light by chlorophyll solution. J. Biol. Chem. *140* : 315-322, 1941.

MARTY, D. : Les plastes des feuilles panachées de *Coleus Blumei Benth* (Labiées). Thèse, Centre Universitaire Marseille-Luminy. Université d'Aix-Marseille II. 1971.

MONTEITH, J.L. : Gas exchange in plant communities. In : Evans L.T. (ed) : Environmental control in plant growth. Academic Press, New-York and London, p. 95-112, 1963.

MONSI, M., SAEKI, T. : Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jap. Journ. Bot. *14* : 22-52, 1953.

MOUSSEAU, M., BOURDU, R. : Influence des conditions écologiques d'éclairement pendant la croissance sur la structure et l'activité des chloroplastes de *Teucrium scorodonia L.* Bull. Soc. Fr. Phys. veg. *14* : 307-315, 1969.

MOUSSEAU, M. : Les phénomènes de régulation structurale et fonctionnelle de l'appareil photosynthétique de *Teucrium scorodonia L.* : un mécanisme d'adaptation aux conditions d'éclairement. Oecol. Plant. *2* : 15-26, 1971.

PORTER, H.K. : Synthesis of polysaccharides of higher plants. An. Rev. Plant. Physiol. *13* : 302-328, 1962.

PRIOUL, J.L. : Réactions des feuilles de *Lolium multiflorum* à l'éclairement pendant la croissance et variation des résistances aux échanges gazeux photosynthétiques. Photosynthetica *5* : 364-375, 1971.

PRIOUL, J.L. : Eclairement de croissance et infrastructure des chloroplastes de *Lolium multiflorum* LAM. Relation avec les résistances au transfert de $CO_2$. Photosynthetica *7* (4) : 373-381, 1973.

PRIOUL, J.L., BOURDU, R. : Graphical display of photosynthetic adaptability to irradiance. Photosynthetica *7* : 405-407, 1973.

PRIOUL, J.L., REYSS, A., CHARTIER, P. : Relation between carbon dioxide transfer resistances and some physiological and anatomical features. In : Marcelle, R. (ed). : Environmental and Biological control of photosynthesis, p 17-28, 1975.

RABINOWITCH, E.I. : Photosynthesis and related processes. Vol. II/1. Intersci. Publ., New-York, 1951.

ROSE, E. : Energie assimilatrice chez les plantes cultivées sous différents éclairements. Ann. Soc. Bot. *16* : 1-110, 1913.

SARDA, C., PRIOUL, J.L., MOYSE, A. : Structure du limbe et accumulation d'amidon dans les chloroplastes des feuilles d'une Crassulacée, *Bryophyllum daigremontianum* Berger. Physiol. Veg. *13* (3) : 563-577, 1975.

ŠESTÁK, Z., ČATSKÝ, J. : Intensity of photosynthesis and chlorophyll content as related to leaf age in *Nicotiana* Sanderae hort. Biol. Plant *4* , 131-140, 1962.

SKENE, D.S. : Chloroplast ultrastructure in nature apple leaves grown under different levels of illumination and their respose to changed illumination. Proc. R. Soc. Lond. B *186* : 75-78, 1974.

TAYLOR, A.O., CRAIG, A.S. : Plants under climatic stress. II. Low temperature, high light effects on chloroplast ultrastructure. Plant Physiol. *47* : 719-725, 1971.

THOM, A.S. : The exchange of mementum mass and heat between an artificial leaf and the air-flow in a wind tunnel. Quart. J. Roy. Meteorol. Soc. *94* : 44-45, 1968.

TOURTE, Y. : Etude ultrastructurale de l'oogénèse chez une Pteridophyte : le *Pteridium aquilinum* (L) KUNH. I. Evolution des structures nucléaires. Journal de Microscopie, *22* n° 1 : 87-108, 1975.

WASSINK, E.C., RICHARDSON, D., PEITERS, G.A. : Photosynthetic adaptation in leaves of *Acer pseudoplatanus*. Act. Bot. Neerl. *5* : 247-256, 1956.

WEIS, F. : Sur le rapport entre l'intensité lumineuse et l'énergie assimilatrice chez les plantes appartenant à des types biologiques différents. C.R. Acad. Sci. *137* : 801-804, 1903.

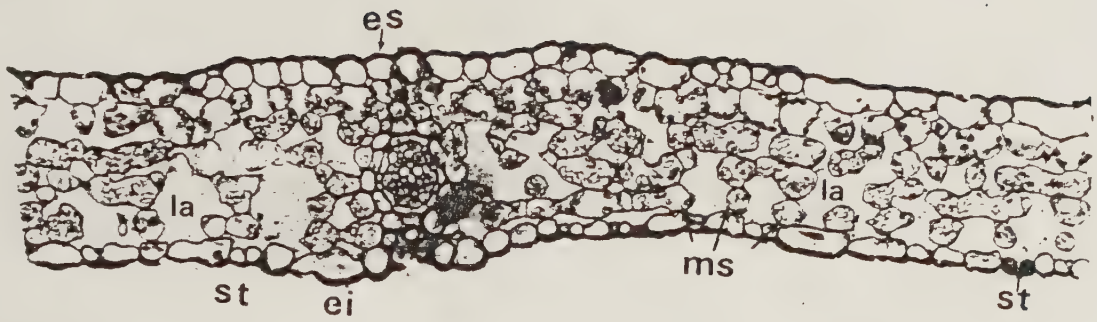
WEINTRAUB, M., RATEGLI, H.W.J. : An electron microscope study of tobacco mosaic virus lesion in *Nicotiana glutinosa L.* Journ. Cell. Biol. *23* : 499-509, 1964.

PLANCHE I

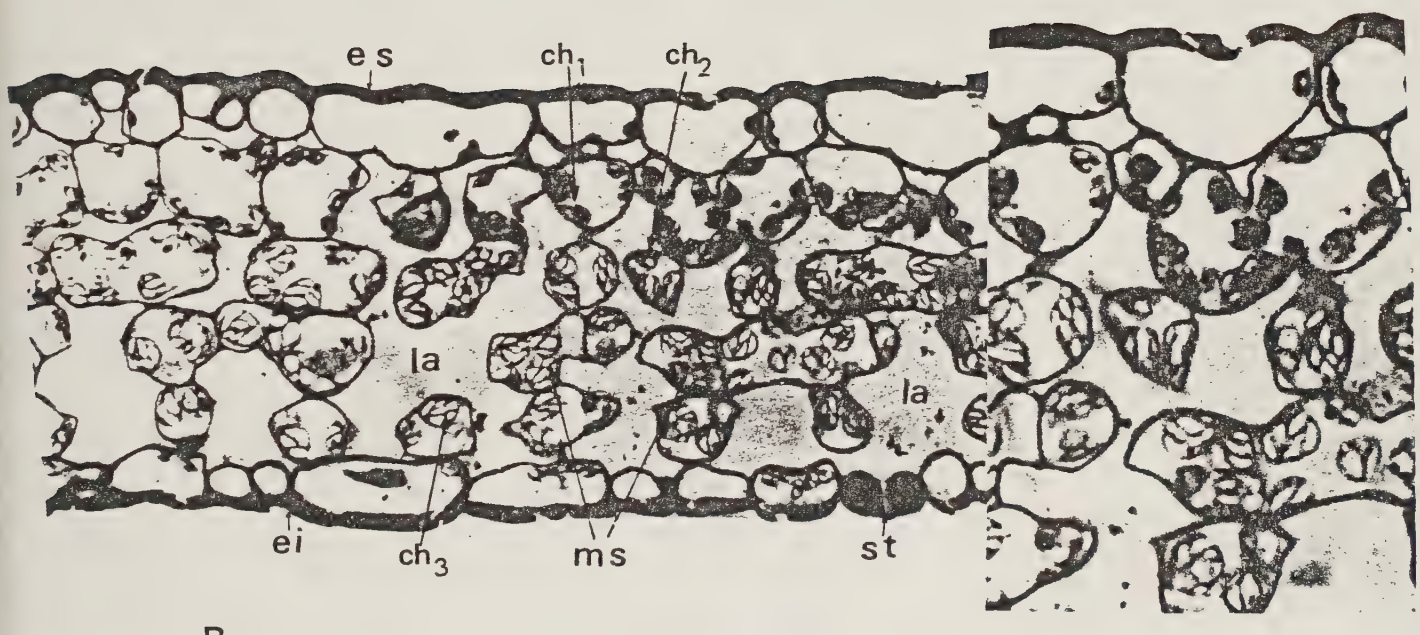
Fig. A Coupe transversale d'une feuille adulte de *Pteris cretica ouvrardii* montrant un mésophylle (ms) constitué de cellules de formes irrégulières, entourées par des grandes lacunes (la). Epiderme supérieur (es), épiderme inférieur (ei) avec stomates (st).
(G x 100)

fig. B Agrandissements de la fig. A montrant la localisation des chloroplastes riches en amidon dans les premières couches de cellules sous l'épiderme inférieur.
(G x 250)
(G x 400, encart).

PLANCHE I




A




B

PLANCHE II

Vue générale d'une région méristématique située à l'extrémité de la feuille.

(Serre Eclairement 20 à 32 $W.m^{-2}$)

Pp : proplaste

N : noyau

d : dictyosome

re : reticulum endoplasmique

m : mitochondrie

(glutaraldehyde - acide osmique, citrate de plomb - acétate d'uranyle)

(G x 14.350).

PLANCHE II

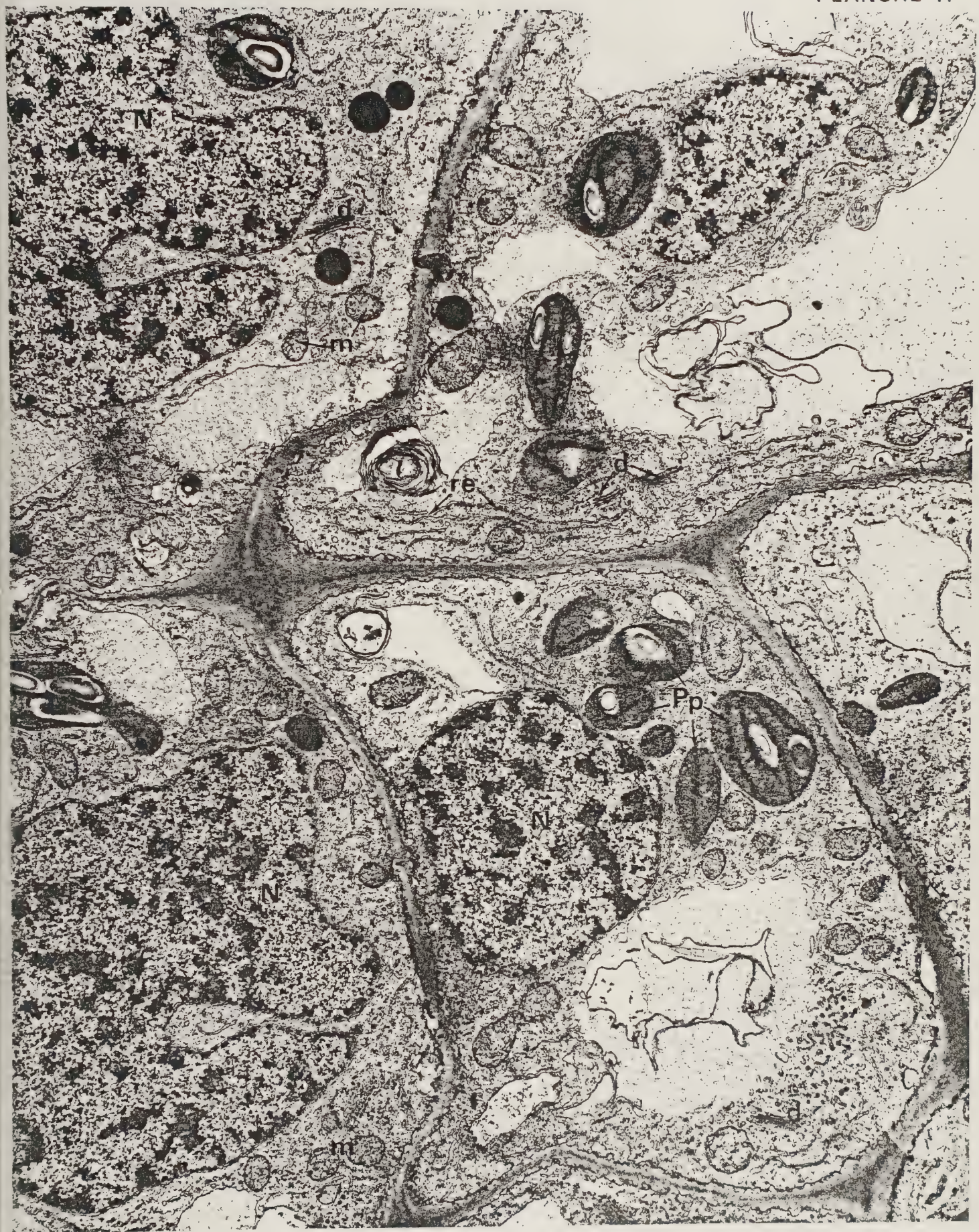


PLANCHE III

Vue générale d'une cellule du mésophylle

(serre éclairement 20 à 32 $W.m^{-2}$)

V : vacuole

m : mitochondrie

re : reticulum endoplasmique

Ch : chloroplaste

t : tonoplaste

(G x 17.250).

PLANCHE III

PLANCHE IV

Chloroplaste du mésophylle d'une feuille adulte (serre éclairement 20 à 32 $W.m^{-2}$)

Système membranaire, granaire et intergranaire bien développé.

s : stroma dense présentant des zones analogues à celles où se localise l'ADN (flèche)

go : globules osmiophiles

a : amidon

g : granum

ig : lamelle intergranaire

(G x 25.000).

ig
g
s
a
g
go
ig

PLANCHE V

Chloroplaste contenant des gros grains d'amidon (a). Les thylakoïdes granaires et intergranaires peuvent encore être distingués, mais leur nombre est nettement réduit et on trouve à la fois des granums bien développés et des granums plus modestes.

(G x 25.000).

PLANCHE V

PLANCHE VI

Chloroplastes chargés de gros grains d'amidon (a). Ces chloroplastes sont plus arrondis et leur système lamellaire paraît réduit. On note une grande abondance de globules osmiophiles (go).

(G x 22.500).

go
m
p
p
go
a

PLANCHE VII

fig. A Comparaison de la croissance de *Pteris* cultivés pendant 60 jours sous éclairement fort (62 $W.m^{-2}$) ou sous éclairement faible (16 $W.m^{-2}$).
(culture en enceintes conditionnées 75 % H.R. 20°C/18°C).
La plante 1 cultivée sous 16 $W.m^{-2}$ a des feuilles vertes et une grande surface foliaire.
La plante 2 cultivée sous 62 $W.m^{-2}$ a des feuilles très jaunes, petites avec des pétioles courts.

fig. B Plantes cultivées en serre avec des ombrages différents :

plante 1 : serre, éclairage naturel en conditions hivernales (20 à 32 $W.m^{-2}$)

plante 2 : serre, éclairage naturel en conditions printanières

plante 3 : serre, ombrée à 75 % (4-8 $W.m^{-2}$).

A

B

1 cm

PLANCHE VIII

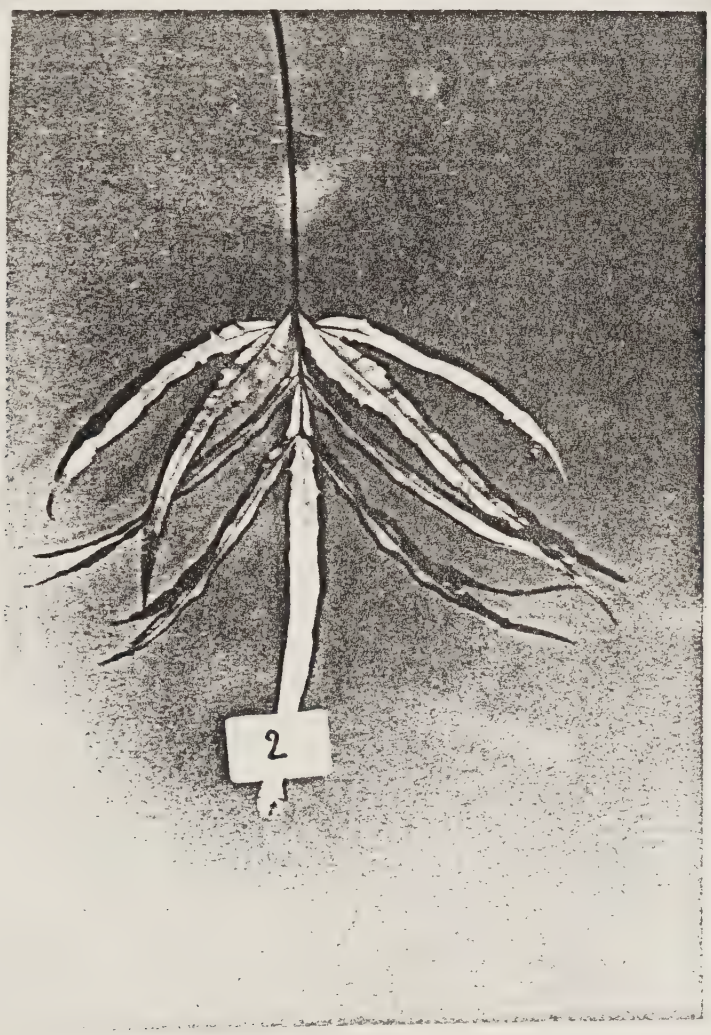
Comparaison des feuilles de même âge cultivées dans des enceintes conditionnées.

fig. A vue de la face supérieure de feuilles cultivées sous 16 $W.m^{-2}$ (1), et 62 $W.m^{-2}$ (2)

fig. B vue de la face inférieure d'une feuille porteuse de sporogones (éclairement 62 $W.m^{-2}$)

En fort éclairement on observe un jaunissement des feuilles et une réduction de surface foliaire. La sporulation est plus précoce.

A




B

1 cm

PLANCHE IX

Coupe transversale de feuilles de *Pteris cretica ouvrardii* dont la croissance s'est effectuée sous différents éclairements.

- en enceintes conditionnées

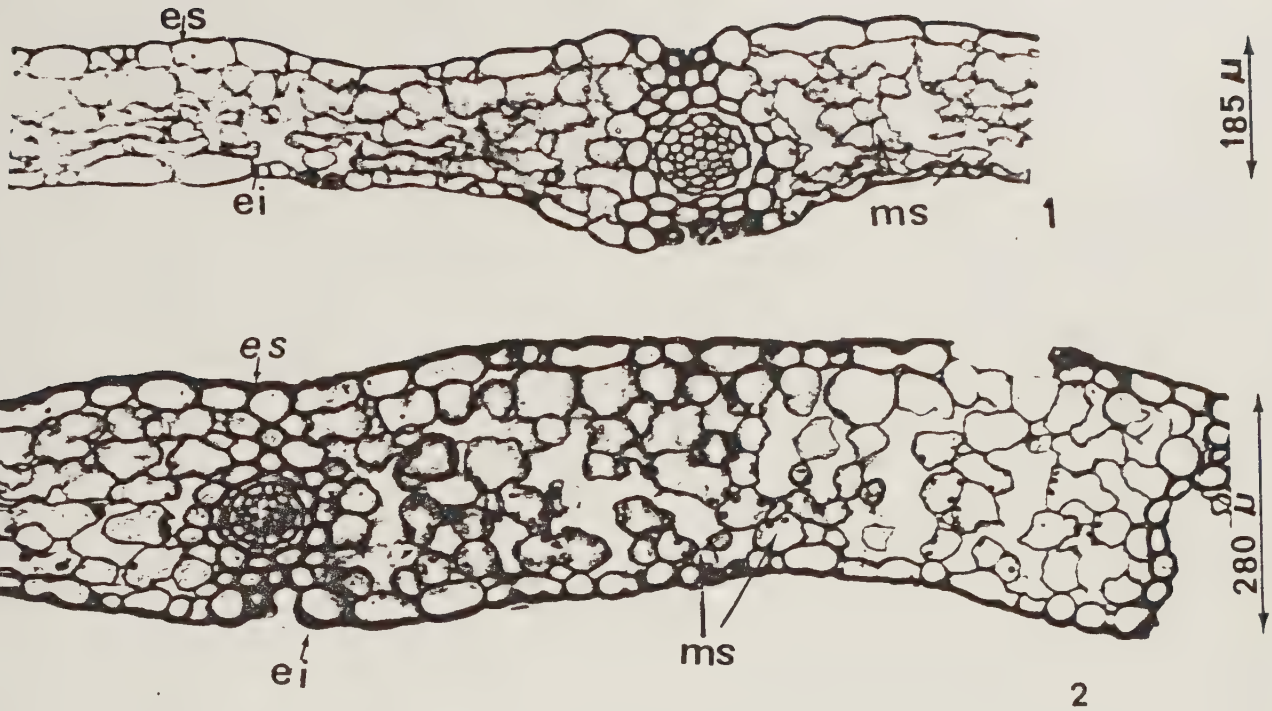
  fig. 1 - 16 $W.m^{-2}$

  fig. 2 - 62 $W.m^{-2}$

- en serre avec éclairage naturel, conditions hivernales

  fig. 3 - 4 à 8 $W.m^{-2}$

  fig. 4 - 20 à 32 $W.m^{-2}$


es
ei
ms
185 µ
1
es
ei
ms
280 µ
2

es
ei
ms
135 µ
3

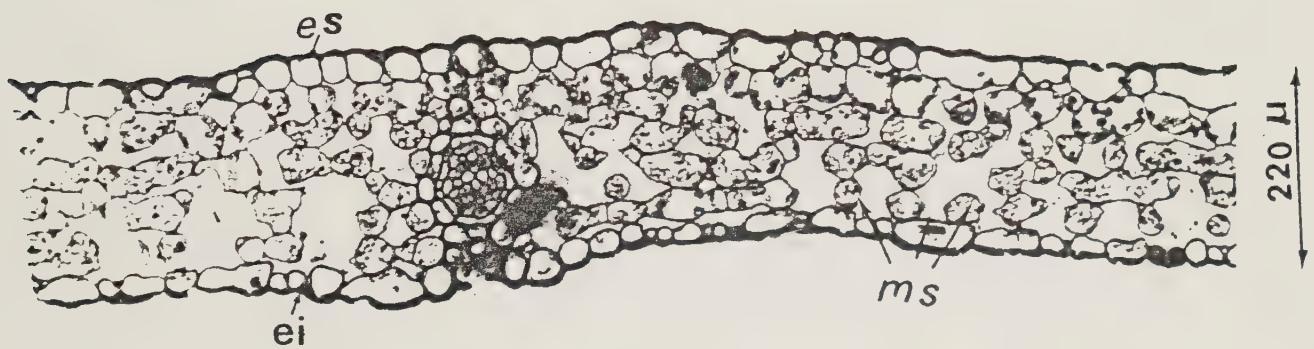

es
ei
ms
220 µ
4

PLANCHE X

Chloroplaste du mésophylle des feuilles de *Pteris cretica ouvrardii*.

(enceintes conditionnées E = 16 $W.m^{-2}$)

fig. A Les granums (g) sont très volumineux mais moins épais que ceux trouvés dans les chloroplastes de plantes cultivées en serre sous ombrage (cf. Planches V - XV). Le stroma (s) est dense et renferme des petits grains d'amidon (a) et globules osmiophiles (go) assez nombreux et groupés. Le cytoplasme renferme un nombre important de mitochondries (m).
(G x 22.500).

fig. B Les peroxysomes sont nombreux et le système réticulo-endoplasmique est abondant au voisinage des chloroplast
(G x 25.000).

PLANCHE X. *A*

PLANCHE X *B*

PLANCHE XI

Chloroplastes de plantes cultivées en enceintes conditionnées sous 62 $W.m^{-2}$. On observe une réduction très grande du nombre de granums (g) et du nombre de thylakoïdes granaires.

(G x 25.000).

m
g
g

PLANCHE XII

Chloroplastes de plantes cultivées en enceintes conditionnées sous 62 $W.m^{-2}$. On observe des gros grains d'amidon et une réduction du système membranaire qui se trouve souvent repoussé contre l'enveloppe externe. Peroxysomes (p).

(G x 22.500).

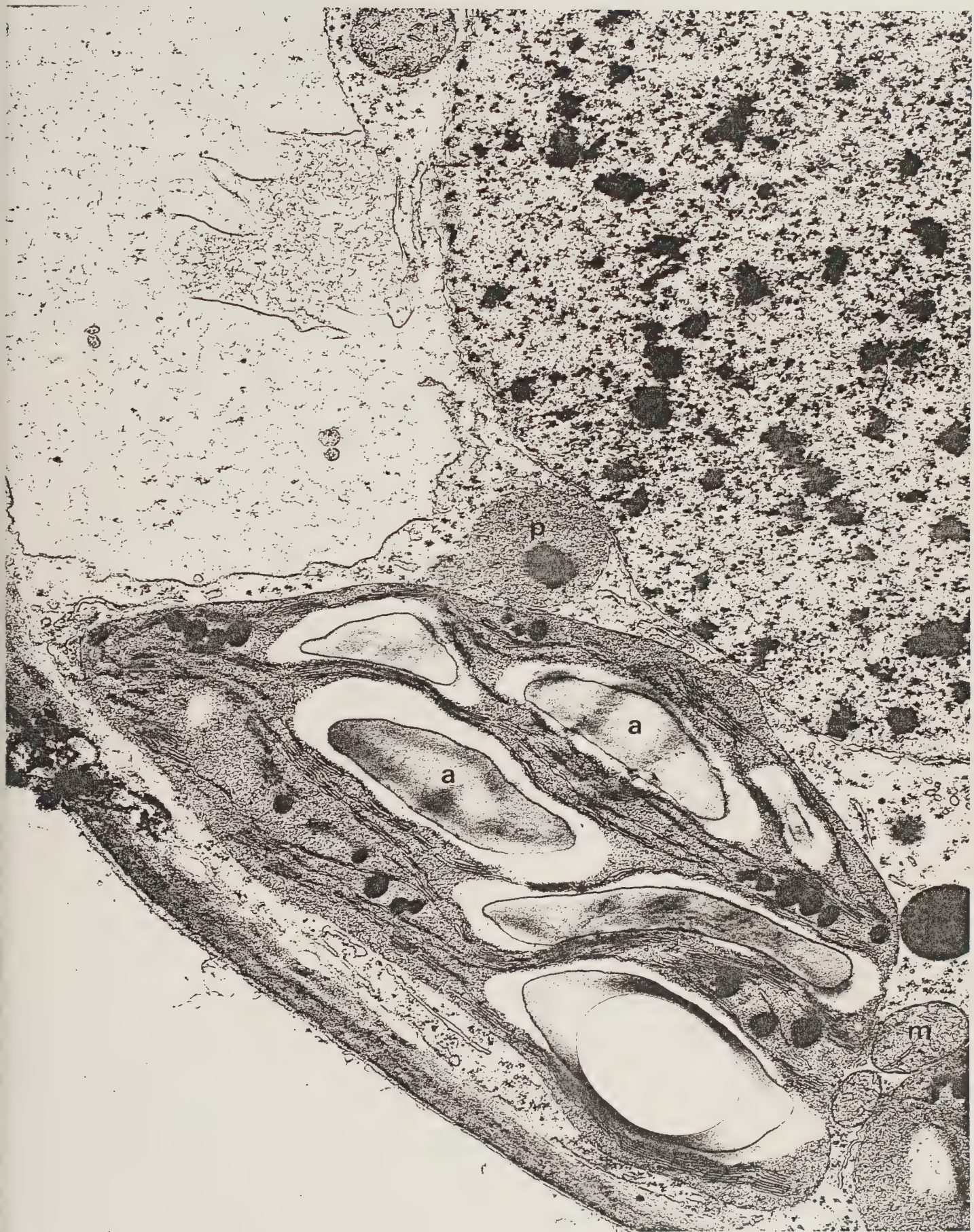

p
a
a
m

PLANCHE XIII

Groupes de chloroplastes cultivés en enceintes conditionnées sous 62 $W.m^{-2}$. L'ensemble de chloroplastes possède des thylakoïdes stromatiques développés et de rares granums réduits à l'accolement de 2 à 3 thylakoïdes. Il faut noter la richesse du stroma en globules osmiophiles et la grande abondance de mitochondries (m) et peroxysomes (p).

(G X 14.000).

p
p
m

PLANCHE XIV

Comparaison des feuilles de même âge cultivées en serre (H.R. 65 à 75 % température 18 à 22°C).

- conditions hivernales, éclairage naturel

  1 - (20 à 32 $W.m^{-2}$). Les feuilles sont bien vertes et les folioles assez grandes.

  2 - (4 à 8 $W.m^{-2}$). Les feuilles sont très vertes et les folioles très grandes.

- conditions printanières

  3 - (20 à 250 $W.m^{-2}$). Les feuilles sont très jaune-pâle et les folioles assez petites.

PLANCHE XIV

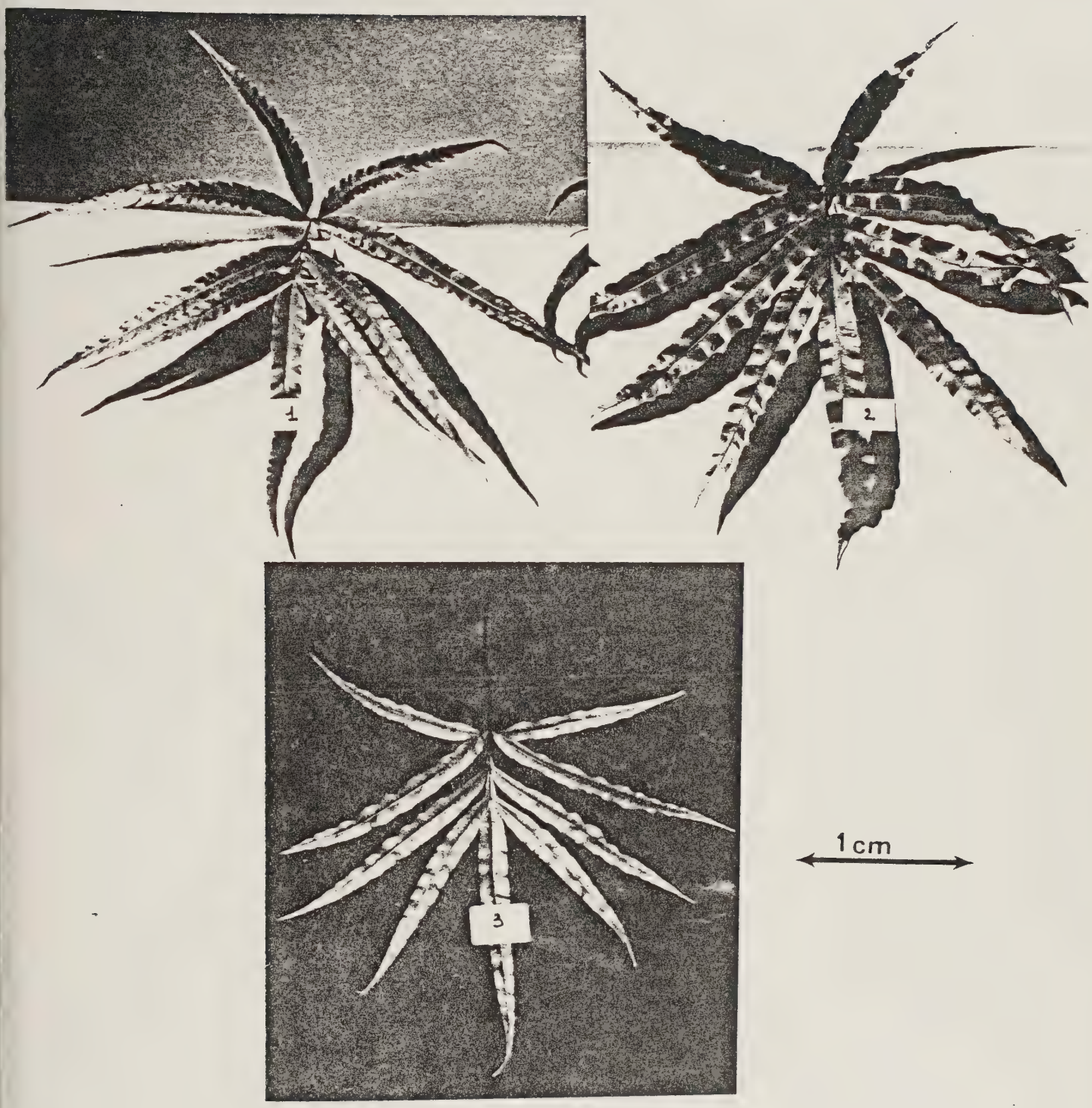
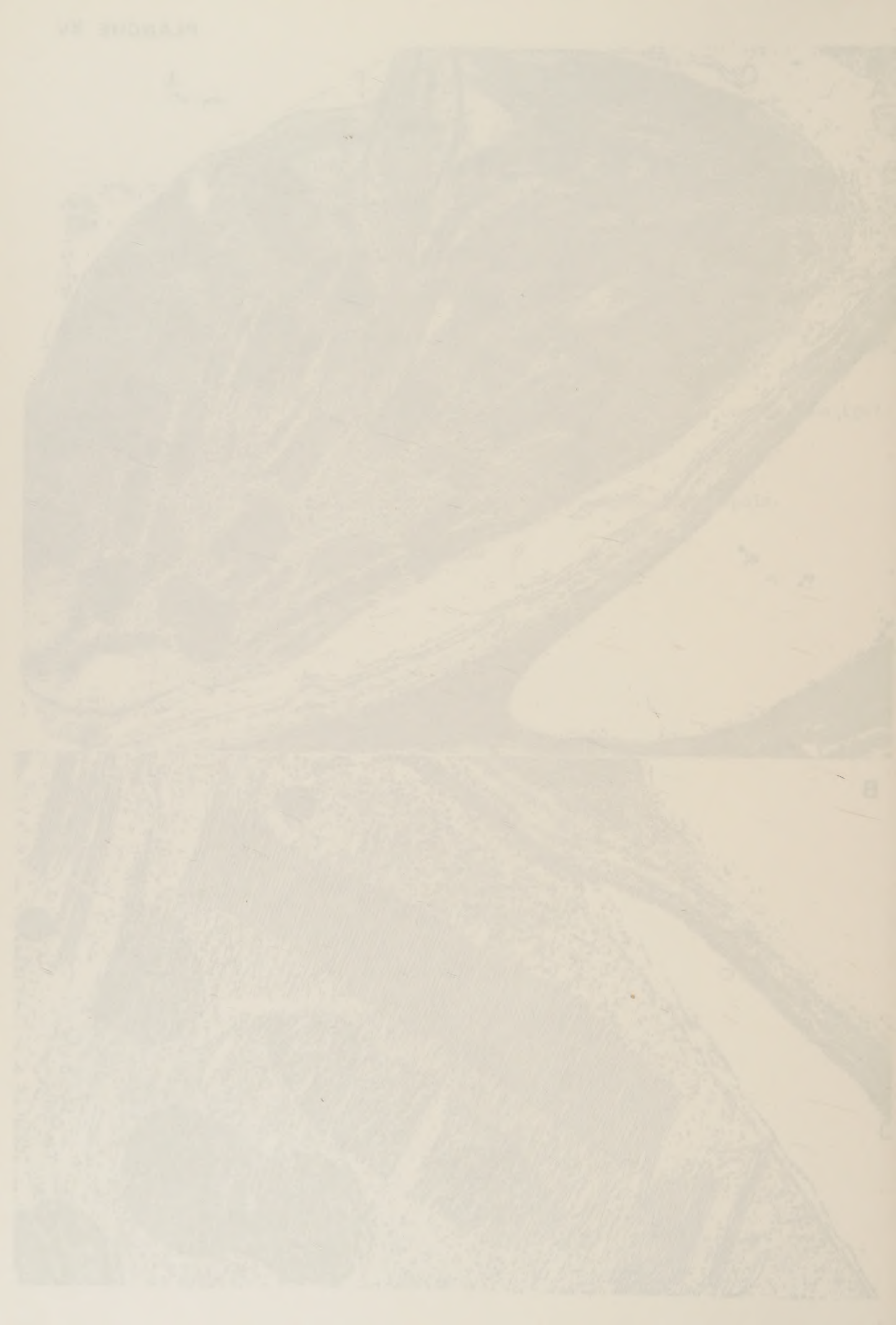


PLANCHE XV

fig. A - Chloroplaste du mésophylle des feuilles adultes de *Pteris cretica ouvrardii* cultivées en serre ombrée (E. 4 à 8 $W.m^{-2}$). Les granums sont très épais, bien empilés. Les grains d'amidon sont absents, on note une diminution du nombre de globules osmiophiles (go). (G x 22.500).

fig. B - Détail d'un empilement granaire très épais. (G x 37.500).

A
go
B